Série A, n° 4097
N° d'ordre : 4948

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Renée PHELOUZAT née JACQUIN

Première Thèse

" MORPHOLOGIE, PHYLLOTAXIE, ONTOGÉNIE DE TROIS ROSACÉES : *AGRIMONIA EUPATORIA* L., *POTERIUM SANGUISORBA* L., *GEUM URBANUM* L. "

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 27 NOV 1963 **devant la Commission d'examen**

MM. PLANTEFOL *Président.*
EICHHORN
CAMEFORT } *Examinateurs.*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
12, Rue Cuvier — PARIS-Ve
1963

Série A, n° 4097
N° d'ordre : 4948

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Renée PHELOUZAT née JACQUIN

Première Thèse

" MORPHOLOGIE, PHYLLOTAXIE, ONTOGÉNIE DE TROIS ROSACÉES : *AGRIMONIA EUPATORIA* L., *POTERIUM SANGUISORBA* L., *GEUM URBANUM* L. "

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL *Président.*
EICHHORN
CAMEFORT } *Examinateurs.*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
12, Rue Cuvier — PARIS-Ve
1963

A. UNIV.
BIBLIOTHÈQUE

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546325_0075

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen . . . . . M. Zamansky.

G. Julia . . . . T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Prenant . . . . T Anatomie et Histologie comparées.
Grassé . . . . T Evolution des êtres organisés.
Prévost . . . . T Chimie organique.
Wyart . . . . T Minéralogie et Cristall.
Teissier . . . . T Zoologie.
Mangenot . . . T Biologie végétale (Orsay).
Auger . . . . T Physique quantique et Relativité.
Monnier . . . . T Physiologie générale.
Piveteau . . . . T Paléontologie.
Rocard . . . . T Physique (E. N. S.).
Cartan . . . . T Mathématiques (E. N. S.).
Laffitte . . . . T Chimie générale.
Favard . . . . T Géométrie supérieure.
Coulomb . . . . T Physique du globe.
Mlle Cousin . . . T Biologie animale (S.P.C.N.).
Chrétien . . . . T Chimie minérale.
Drach . . . . T Zoologie.
Kastler . . . . T Physique (E. N. S.).
Ephrussi . . . T Génétique.
Rivière . . . . T Géologie (S.P.C.N.) et séd.
Gautheret . . . T Biologie Vég. (P. C. B.).
Lucas (R.) . . . T Recherches physiques.
Thomas (A.) . . . T Biologie cellulaire.
Arnulf . . . . T Optique appliquée.
Morand . . . . T Physique Enseignement.
Soleillet . . . T Physique (P. C. B.).
Fortier . . . . T Mécanique expérimentale des fluides.
Danjon . . . . T Astronomie.
Petit . . . . T Biologie maritime.
Queney . . . . T Météorologie et dynamique atmosphérique.
Gallien . . . . T Embryologie.
Eichhorn . . . T Botanique.
de Cugnac . . . T Biologie vég. (S. P. C. N.).
Mlle Cauchois . . T Chimie-Physique.
Thellier . . . . T Physique du globe.
L'Héritier . . . T Biologie générale (Orsay).
Grivet . . . . T Radio-électricité (Orsay).
Poncin . . . . T Mécanique générale.
Dubreil . . . . T Arithmétique et Théorie des nombres.
Quelet . . . . T Chimie organique.
Cagniard . . . T Géophysique appliquée.
Champetier . . . T Chimie macromoléculaire.
Cuvillier . . . T Micropaléontologie.
Jung . . . . T Pétrographie.
Trillat . . . . T Microscopie et diffraction électronique.
Wiemann . . . . T Chimie organique et struct.
Jacquinot . . . T Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
Vassy . . . . T Physique de l'atmosphère.
Destouches . . . T Théories physiques.
Amiel . . . . T Chimie générale.
Hocart . . . . T Minéralogie et Cristallog.
J.-P. Mathieu . . T Physique (Optique).
Couteaux . . . T Biologie animale (P. C. B.).
May . . . . T Zoologie (Orsay).
Choquet . . . . T Théorie des fonctions et Topologie.
Feldmann . . . T Biologie végétale marine.
Guinier . . . . T Physique des solides (Orsay).
Jost . . . . T Physiologie comparée.
Fortet . . . . T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Schwartz . . . T Calcul différentiel et intégral.
Chouard . . . . T Physiologie végétale.
Malavard . . . T Aviation (Techn. aéronaut.).
Brelot . . . . T Calcul différentiel et intégral.
Normant . . . . T Chimie organique.
Benard . . . . T Chimie minérale.
Buvat . . . . T Botanique (E. N. S.).
Dugué . . . . T Statistiques mathématiques.
Soulairac . . . T Psychophysiologie.
Ulrich . . . . T Physiologie végétale.
Maréchal . . . T Optique théor. et appliquée.
Kirrmann . . . T Théories chimiques.
Chadefaud . . . T Botanique.
Mlle Le Breton . . T Physiologie de la nutrition.
Salem . . . . T Mathématiques générales.
Lelong . . . . T Application de l'analyse à la géométrie.
Devillers . . . T Anat. et Histol. comparées.
Ehresmann . . . T Topologie Algébrique.
Françon . . . . T Physique (S. P. C. N.).
Glangeaud . . . T Géographie physique et Géologie dynamique.
Godement . . . T Mathématiques (M. P. C.).
Pisot . . . . T Tech. Mathém. de la Phys.
Roch . . . . T Géologie.
Schatzman . . . T Astrophysique.
Termier . . . . T Paléontologie stratigraph.
Zamansky . . . T Mathématiques générales.
Lennuier . . . T Physique (M. G. P.).
Rizet . . . . T Génétique.
Routhier . . . T Géologie appliquée.
Mme Tonnelat . . T Physique Théorique.
Dixmier . . . . T Mathématiques (M. P. C.).
Souchay . . . . T Chimie générale.
Aigrain . . . . T Electrotechn. générale.
Brusset . . . . T Chimie systématique.
M. Lévy . . . . T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme Chaix . . . T Chimie biologique.
Mme Hurel-Py . . Biologie végétale (P. C. B.).
Piaux . . . . T Chimie (M. P. C.).
Brun . . . . T Mécan. théor. des Fluides.
Lederer . . . . T Chimie biologique.
Mme Dubreil . . T Mathématiques (Agrégation).
Mme Lelong . . . T Mathématiques II (E. N. S.).
Bellair . . . . T Géologie (S. P. C. N.).
Cotte . . . . T Physique électricité.
Dubois (J. E.) . . T Chimie organique.
Lamotte . . . . T Zoologie (E. N. S.).
Michel (A.) . . . T Chimie minérale (Orsay).
Olmer . . . . T Energétique générale.
Rouault . . . . T Electricité (Orsay).
Gauthier . . . T Mécanique appliquée.
Barchewitz . . . T Chimie-Physique.
Brossel . . . . T Physique atomique.

Buser	T	Physiologie comparée.
Camus	T	Physiologie vég. (B.M.P.V.).
Castaing	T	Physique II Thermod. (Ors.).
Curien	T	Minéralogie et Cristallog.
Moyse	T	Physiologie végétale (Orsay).
Noirot	T	Evolution des êtres organisés.
Pannetier	T	Chimie générale.
Possompes	T	Zoologie.
Pullmann	T	Chimie quantique.
Teillac	T	Physique nucléaire et Radio-activité.
Tonnelat	T	Biologie physico-chimique.
Ville	T	Econométrie.
Willemart	T	Chimie (P. C. B.).
Dodé	T	Chimie (Orsay).
Freymann	T	Recherches physiques.
Guinochet	T	Biol. vég. (S.P.C.N.) (Ors.).
Rollet	T	Chimie minérale.
Mlle Josien	T	Chimie (S. P. C. N.).
Chevalley	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
Arnoult	T	Electronique (Orsay).
Chapelle	T	Physique (Orsay).
Delange	T	Mathématiques I (Orsay).
Deny	T	Mathém. géné. (Orsay).
Germain	T	Mécanique théorique des fluides.
Lucas (G.)	T	Géologie.
Allard	T	Chimie-Physique.
Berthelot	T	Physique des particules fondamentales.
Bricart	T	Météorologie et physique de l'Atmosphère.
Mme Albe-Fessard	T	Psychophysiologie.
Friedel	T	Physique des Solides (Ors.).
M. Julia	T	Etudes des Moléculaires naturelles complexes.
Lender	T	Biol. Animale (S. P. C. N.), Orsay.
Magat	T	Physico-chimie des radioéléments.
Mlle Quintin	T	Electrochimie.
Monod	T	Chimie du métabolisme.
Benoit	T	Physiol. animale (Orsay).
de Possel	T	Analyse numérique.
Charlot	T	Chimie analytique.
Lemée	T	Physiologie vég. (B.M.P.V.). (Orsay).
Guérin	T	Chimie M. P. C. (Orsay)
Chatelet (M.)	T	Chimie (P. C. B.).
Jean	T	Physique Nucléaire (Orsay.)
Mattler	T	Physique (S.P.C.N.).
Bergerard	T	Zoologie (Orsay).
Bertein	T	Electronique (Orsay).
Bouissières		Chimie des Radioéléments (Orsay).
Mme Couture	T	Thermodynamique et Mécanique physique.
Ellenberger	T	Géologie des grandes régions du globe.
Franc	T	Biologie animale (P. C. B.).
Schnell		Botanique tropicale (Orsay).
Stolkowski	T	Physiologie végétale.
Acher		Chimie Biologique (Orsay).
Baudoin		Biologie animale (P. C. B.).
Beaumont		Biologie animale (S.P.C.N.).
Blamont	T	Géophysique Ionosphère.
Boureau		Botanique.
Curie (D.)		Physique (M. G. P.).
Durand-Delga	T	Géologie.
Fréon	T	Chimie organique (Orsay).
Heller	T	Physiologie Végétale.
Tortrat	T	Calcul des Probabilités.
Cailleux		Géologie (S. P. C. N.).
Magnan	T	Physique (S. P. C. N.).
Daudel	T	Mécanique Ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la Physique Nucléaire.
Mlle Fourcroy		Biologie Végétale (S.P.C.N.).
Mme Choquet-Bruhat	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Mlle Veil		Physiologie générale.
Lwoff	T	Microbiologie.
Siestrunck	T	Mécanique physique et expérimentale.
Lacombe	T	Métallur. des métaux Nucl.
Brochard	T	Physique (P. C. B.) (Orsay).
Cabannes	T	Mécanique générale.
Lesieur	T	Mathématiques I (Orsay)
Mazet	T	Mécanique génér. (Orsay).
Caire		Géographie physique et Géologie dynamique.
Comolet	T	Mécanique des Fluides.
Corabœuf		Physiologie animale (Ors.).
Delloue		Physique de l'exosphère.
Gorenflot		Botanique II (Orsay).
Houillon		Biologie animale (P.C.B.).
Jullien (J.)		Chimie (S. P. C. N.), (Or.).
Malgrange	T	Technique Math. de la Physique (Orsay).
Olivier		Anthropologie.
Nozeran	T	Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre	T	Physique (E. N. S.) (Ors.).
Chevaugeon	T	Botanique (Orsay).
Kahane	T	Mathématiques (Orsay).
Samuel	T	Mathémat. E. N. S. féminines.
Kourganoff	T	Astronomie (Orsay).
Thiry	T	Mécanique céleste.
Abeles		Physique S. P. S. C. N.
Amat		Physique P. C. B.
Auboin		Géologie.
Mme Benoit-Gueutal		Physiq. Nucl. et radioac.
Bougis		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
Bruhat	T	Mathématiques M. P. C.
Brunn	T	Géologie historique (Orsay).
Chabbal		Physique M. G. P. (Orsay).
Deheuvels	T	Mathémat. Propé. (Orsay).
d'Espagnat		Physique théorique (Orsay).
Furon		Géologie S. P. C. N.
Mme Gans	T	Génétique.
Geneves		Biologie végétale P. C. B.
Guilbert		Physique (C. U. S. Orléans).
Hupe		Pétrographie.
Hollande	T	Biologie générale.
Lions	T	Analyse numérique.
Maitte		Chimie P. C. B.
Meyer		Physique propédeutique.
Nicolas		Géologie appliquée.
Panigel		Biologie générale.
Ravier		Pétrographie.
Roseau	T	Mécan. théor. des Fluides.
Roubine		Electronique.
Silber	T	Chimie P. C. B.
Ueberseeld	T	Electronique.
Yvon	T	Théories Physiques.

Secrétaire général . . . . . R. Poullain.

REVUE DE CYTOLOGIE ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
TOME XXVI — FASCICULE 2-3 — 1963

Morphologie, phyllotaxie, ontogénie de trois Rosacées : *Agrimonia eupatoria* L., *Poterium sanguisorba* L., *Geum urbanum* L.

par

Mme R. PHELOUZAT

RÉSUMÉ. — Les inflorescences des trois Rosacées étudiées sont différentes :

— Chez l'*Agrimonia*, c'est une *grappe allongée* où les pédoncules des 50 à 100 *fleurs périgynes* qu'elle présente, sont courts. *La grappe se termine par une fleur.*

— Chez le *Poterium*, c'est un *épi contracté* d'une trentaine de *fleurs périgynes*. L'*absence de fleur terminale* permet une comparaison avec l'*Agrimonia*. Il a été remarqué que, contrairement aux opinions classiques, toutes les fleurs possèdent des carpelles ; seules, celles de la base de l'épi forment des étamines. Cependant, bien que complètes, elles ne donnent pas de fruits féconds.

— La pousse aérienne du *Geum* construit une *fleur hypogyne*, directement après la phase végétative. Les rameaux sont florifères : ce sont des *grappes à fleur terminale plus ou moins précoce*. La fleur terminale est d'autant plus précoce que les rameaux sont situés plus hauts ; ils prennent alors l'aspect d'une cyme. Les pousses de printemps sont moins ramifiées que les pousses d'été. Une discussion sur la nature de l'inflorescence est présentée.

Les méristèmes apicaux ont été décrits avec un *anneau initial organogène*. génèse. L'étude de leur fonctionnement a été faite en suivant les étapes successives de l'élaboration d'un même organe : étude dynamique, étayée par des observations histologiques, cytologiques et des relevés de mitoses. Une attention particulière a été portée sur les bourgeons axillaires.

Les méristèmes apicaux ont été décrits avec un *anneau initial organogène* Il est le lieu de la naissance des écailles et des feuilles de la phase végétative, des bractées de la phase inflorescentielle, des sépales et des pétales de la phase florale. Ce territoire a la possibilité de se *régénérer* après chaque initiation.

L'anneau initial encercle un *méristème médullaire* qui fournit les tissus de la moelle sans aucune discontinuité depuis le départ du bourgeon jusqu'à l'achèvement du fonctionnement de l'apex.

Le méristème médullaire est surmonté par une *zone apicale axiale* (*méristème d'attente*) dont le rôle reste passif durant toute l'ontogénèse. Cette région ne devient organogène que pour engendrer les pièces reproductrices de la fleur terminale lorsqu'elle est présente. Ce phénomène a été observé chez l'*Agrimonia* et le *Geum*. Chez le *Poterium*, la zone apicale axiale se parenchymatise après avoir formé l'épi.

Une discussion sur le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial est présentée.

La fleur de l'*Agrimonia* et celle du *Poterium* deviennent périgynes par l'activité d'un *méristème intercalaire* dont l'installation suit la mise en place de toutes les pièces florales.

Les dispositions phyllotaxiques ont été décrites chez les trois plantes ; mais leur étude a été particulièrement approfondie chez l'*Agrimonia*. Les dispositions des feuilles, des bractées, celles des bractéoles et des sépales des fleurs latérales (normales et anormales) ont toujours pu se résoudre en *hélices foliaires*. De même, la fleur qui termine la longue inflorescence, au moment où elle s'épuise, possède un calice dont les pièces suivent régulièrement le tracé indiqué par les bractées sous-jacentes.

Sur une pousse normale, les *variations sont de caractère progressif*. Elles semblent liées à une augmentation puis une diminution du nombre des *centres générateurs* (de feuilles ou de bractées), en rapport avec des changements, dans le même sens, de la taille du méristème apical.

Une augmentation excessive du nombre des hélices foliaires, apparaissant, à chaque fois, par la manifestation évidente du dédoublement d'un centre générateur (variation brusque), provoque, dans la partie inflorescentielle de certains pieds, une *fasciation rubanée*. Des exemples de *dissociation* illustrent une régularisation dans le fonctionnement d'un méristème anormalement élargi.

SUMMARY. — The inflorescences of the three Rosaceae studied are different :

— In the *Agrimonia*, it consists of an *elongated raceme* in which the stems of the 50 to 100 *perigynous flowers* are short. *The raceme ends in a flower.*

— In the case of the *Poterium*, it consists of a shortened spike of about thirty *perigynous flowers*. The *absence of a terminal flower* enables one to compare it with the *Agrimonia*.

It was noticed that contrarily to common beliefs, all the flowers bear carpels : only those at the base of the spike form stamens. However although complete they do not produce fecundated fruits.

— The aerial shoot of *Geum* forms a *hypogynous* flower, immediately following the vegetative phase. The branches are floriferous : they consist of a raceme with a more or less early terminal flower. The terminal flower is all the more early the higher the position of the branches ; they then appear in the form of a cyme. The Spring shoots are less ramified than the Summer ones. A discussion on the nature of the inflorescence is presented.

The apical meristems were traced during the different stages of ontogenesis, the study of their mode of functioning was carried out by following the different successive stages of the development of one and the same organ : dynamic study, supported by histological and cytological observations and the detecting of mitosis. Special attention was paid to axillary buds.

Apical meristems have been described with an *initial organogenic ring* (« *anneau initial* ») which is the point which gives rise to the scales and leaves of the vegetative phase, the bracts of the flower-forming stage, and sepals and petals of the floral phase. This region has the ability of becoming *regenerated* following each initiation.

The initial ring encircles a *medullary meristem* which produces the tissues of

the pith without there being any discontinuity from the onset of the bud formation right until the completion of the functioning of the apex.

The medullary meristem is surmounted by an *axial apical region* (« *méristème d'attente* ») which plays a passive role throughout ontogenesis. This region only becomes organogenic when it gives rise to the reproductive organs of the terminal flower, if present. This phenomenon was observed in the case of the *Agrimonia* and *Geum*. In the *Poterium*, the axial apical region became parenchymatous after having formed the spike.

A discussion on the plastochronic functioning of the initial ring is given.

The flower of *Agrimonia* and *Poterium* becomes perigynous due to the activity of an *intercalary meristem* whose establishment follows on the positioning of all the floral parts.

An account of phyllotaxis has been given for each of the three plants ; but it has been particularly well studied in the case of *Agrimonia*. The arrangement of the leaves, bracts, bracteoles and sepals of the lateral flowers (both normal and abnormal) always became resolved in *foliar spirals* (« *hélices foliaires* »). Similarly the flower that terminates the long inflorescence, at the moment of wilting, shows the presence of a calyx, the different parts of which correspond directly to the traces left by the subjacent bracts.

In a normal shoot, *the variations are of a propressive nature*. They appear to be linked to an increase and then to a decrease in the number of *generating centers* (« *centres générateurs* ») of leaves or bracts, that are in turn related to similar changes in the size of the apical meristem.

Due to an excessive increase in the number of foliar spirals, as shown, each time, by an obvious doubling of a generating center (sudden variation), the inflorescence of certain shoots appears as a *ribboned fasciation*. Examples of *dissociation* illustrate a regularization of the functioning of an abnormally enlarged meristem.

ZUSAMMENFASSUNG. — Die drei untersuchten Rosengewächse haben einen verschiedenen Blütenstand :

— Bei *Agrimonia* handelt es sich um eine *Traube in länglicher* Form, deren 50 bis 100 *mittelständige Blüten* an kurzen Stielen sitzen. *Die Traube läuft in eine Blüte aus.*

— Bei *Poterium* handelt es sich um eine *kurze Aehre* mit etwa dreissig *mittelständigen Blüten*. Die *Abwesenheit* einer *endständigen Blüte* erlaubt die Unterscheidung zu *Agrimonia*. Es ist zu bemerken, dass entgegen der herkömmlichen Meinungen alle Blüten mit Karpellen versehen sind ; jedoch bilden nur die Blüten an der Basis der Aehre Stamina aus. Obwohl es sich um vollständige Blüten handelt, kommt es nicht zu befruchteten Früchten.

— Der Lufttrieb des *Geum* bildet eine *oberständige Blüte*, unmittelbar nach der vegatativen Phase. Die Seitenachsen tragen Blüten : es handelt sich um Trauben mit endständiger Blüte, welche mehr oder weniger frühblühend sind. Die endständige Blüte öffnet sich desto früher, je höher die Seitenachsen stehen ; es entsteht der Eindruck eines zymösen Blütenstandes. Die Frühjahrstriebe sind weniger verzweigt als die Sommertriebe. Es folgt eine Ausführung über den Blütenstand.

Die Bildungsgewebe der Spitze sind während der verschiedenen ontogenischen Stadien verfolgt worden. Die Untersuchung ihrer Entwicklung ist auf Grund der auf einanderfolgenden Etappen in der Ausbildung ein und desselben Organs erfolgt : dynamische Untersuchung gestützt auf histologische und zytologische Beobachtungen, sowie auf Messungen der Mitosen. Den in der Achsel stehenden Knospen ist dabei eine besondere Aufmerksamkeit zugemessen worden.

Die Bildungsgewebe an der Spitze sind mit einem *ursprünglichen organbilden-*

den Ring (« *anneau initial* ») beschrieben worden, welcher der Entstehungsort der Schuppen und der Blätter in der vegetativen Phase, der Hochblätter beim Treiben des Blütenstandes und der Kelch- und Kronblätter während der Blüte ist. Dieser Boden kann sich nach jeder Initiation *regenerieren.*

Der ursprüngliche Ring umgibt ein *Bildungsgewebe für das Mark* (« *méristème médullaire* »), welches das Markgewebe ohne jede Unterbrechung vom Ausgang der Knospe bis zur vollständigen Funktion der Spitze liefert.

Das Markbildungsgewebe wird von einer *achsialen Spitzenzone* überdeckt (« *méristème d'attente* »), welches während der ganzen Ontogenese passiv bleibt. Diese Region wird erst organbildend, wenn sich die Gelegenheit zur Ausformung der Reproduktionsorgane der endgültigen Blüte bietet. Diese Erscheinung ist bei *Agrimonia* und *Geum* beobachtet worden. Bei *Poterium* verwandelt sich die achsiale Spitzenzone in Grundgewebe, nachdem die Aehre gebildet ist.

Es folgt eine Besprechung der plastochronischen Arbeitsweise des ursprünglichen Ringes.

Die Blüte der *Agrimonia* und diejenige der *Poterium* werden durch die Tätigkeit eines *zwischengeschalteten Bildungsgewebes* mittelständig, welches sich nach dem Treiben aller Blüten ausbildet.

Die phyllotaxischen Anordnungen sind bei den drei Pflanzen beschrieben worden ; jedoch ist deren Untersuchung bei *Agrimonia* besonders weit getrieben worden. Die Anordnung der Laubblätter, der Hochblätter, der Kelchschuppen und der Kelchblätter der (normalen und anormalen) Seitenblüten konnten immer auf eine schraubige Blattstellung (« *hélices foliaires multiples* ») zurückgeführt werden. Desgleichen zeigt die Blüte, welche den langen Blütenstand beendet, im Augenblick der Erschöpfung einen Kelch dessen Blätter regelmässig der von den darunter befindlichen Hochblättern angegebenen Anordnung folgen.

An einem normalen Trieb treten die *Veränderungen allmählich* auf. Sie scheinen mit einer Erhöhung und dann einer Verminderung der Zahl der *Generationszentren* (« *centres générateurs* ») (Laubblätter oder Hochblätter) in Verbindung zu stehen, welche mit einer entsprechenden Aenderung in der Grösse des Bildungsgewebes an der Spitze einhergehen.

Auf Grund der übertriebenen Erhöhung der Zahl der Blattschrauben, welche jedes Mal als die eindeutige Folge der Verdoppelung eines Generationszentrums erscheint, zeigt der Blütenstand einiger Stöcke eine *bandförmige Aufteilung.* Beispiele einer Dissoziation illustrieren die Regularisierung der Funktion eines anormal verbreiterten Bildungsgewebes.

INTRODUCTION

Lorsque nous avons eu à choisir un sujet de recherches, nous nous sommes trouvée en contact avec les travaux de L. Plantefol et R. Buvat. Ces auteurs, par des moyens précis d'investigation, ont élaboré une conception nouvelle du fonctionnement des *méristèmes apicaux*. Nous nous sommes, alors, donné pour but d'apporter une contribution à ce vaste domaine. Notre Maître, le Professeur Plantefol, nous a suggéré de rechercher, parmi les Rosacées, des exemples permettant d'analyser, d'une part, le fonctionnement inflorescentiel et, d'autre part, les étapes de l'ontogénie florale.

L'Aigremoine, *Agrimonia eupatoria* L., a été retenue, parce que cette plante forme une grappe allongée d'un type simple. La Pimprenelle, *Poterium sanguisorba* L., par la présence d'un épi contracté, permet une comparaison avec le premier cas. Ces deux plantes ont révélé des mécanismes différents dans l'ontogénèse inflorescentielle. De plus, la première possède une fleur terminale, la seconde n'en montre pas. Nous avons pensé, alors, qu'il serait intéressant de trouver un autre genre où une fleur unique termine l'axe directement après la phase végétative ; dans la même famille, nous avons étudié la Benoîte, *Geum urbanum* L.

Chez l'Aigremoine et la Pimprenelle, la fleur est à ovaire infère ; chez la Benoîte, au contraire, elle est à ovaire supère.

Les observations morphologiques, qui précèdent tout essai d'explication ontogénique, nous ont conduit à une description biologique et à une analyse phyllotaxique des plants normaux et anormaux.

Les deux premières parties de l'ouvrage présenté sont consacrées à une étude morphologique et ontogénique de l'Aigremoine, la troisième partie groupe les observations faites sur la Pimprenelle et la Benoîte.

*
* *

Ce travail a été effectué au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, dans les locaux de l'Ecole Normale Supérieure.

M. le Professeur Plantefol, membre de l'Institut, m'a donné la possibilité d'aborder la recherche en Botanique. Je le remercie vivement pour la confiance qu'il m'a témoignée. Cette confiance a été, pour moi, une aide

aussi précieuse que son enseignement. Qu'il trouve, ici, l'expression de mon respectueux attachement.

L'amabilité et la compréhension de M. le Professeur EICHHORN ont beaucoup contribué à faciliter ma tâche. Je lui suis reconnaissante d'avoir accepté de faire partie de mon Jury.

Je remercie très sincèrement M. le Professeur CAMEFORT d'avoir bien voulu se charger du rapport de ce mémoire. J'apprécie le privilège d'avoir travaillé dans un laboratoire proche du sien, car ses conseils, ses opinions sur tout problème de Recherche ou d'Enseignement m'ont été particulièrement profitables.

Mes remerciements et ma sympathie s'adressent aussi à mes collègues ou amis du laboratoire.

HISTORIQUE

L'essentiel de notre mémoire traite de la phyllotaxie et des méristèmes apicaux. Nous allons exposer sommairement l'évolution du mode de pensée et les différentes théories qui ont été formulées à leur sujet.

I. — LA PHYLLOTAXIE

La phyllotaxie est l'étude de la disposition des feuilles autour de la tige.

Depuis la Renaissance, les botanistes se sont intéressés à ce problème. Il ne semble pas nécessaire de reprendre l'analyse des travaux effectués jusqu'à nos jours, dont Plantefol (1946-1947), Camefort (1956) et Loiseau (1959), ont rappelé avec précision les principales étapes. Nous citerons, pour mémoire, les travaux les plus importants.

A. — **La phyllotaxie descriptive**

De Candolle (1827) classe les différentes dispositions foliaires qui peuvent être rencontrées.

— *Les feuilles sont opposées ou verticillées,* selon qu'elles sont groupées par deux ou plusieurs sur un même plan horizontal.

— *Les feuilles sont alternes* lorsqu'une seule feuille est insérée sur un même plan horizontal.

Schimper (1829) et Braun (1831) donnent une interprétation fondamentale de la disposition foliaire. Actuellement, certains auteurs l'utilisent encore.

Cette interprétation se résume en deux lois, que nous exprimerons ainsi :

1° Sur la tige, les feuilles sont disposées selon une *spirale génératrice unique.*

2° Le long de cette spirale, deux feuilles successives présentent, entre elles, *un angle de divergence constant* pour une espèce donnée (l'angle de divergence est représenté par l'angle dièdre formé en joignant le

centre de la tige aux axes de symétrie des deux feuilles à leur insertion ; la feuille est alors représentée par un point). Il correspond à une fraction de circonférence et, ainsi, sur la spirale, après un ou plusieurs tours, une autre feuille se trouve exactement superposée à la première.

L'angle de divergence varie d'une espèce à l'autre, mais les fractions de circonférence qui le mesurent peuvent être classées en plusieurs séries :

1°) *La série principale,* la plus fréquemment représentée dans la nature, comprend les termes de la suite de Fibonacci :

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \ldots$$

Dans le cas d'une divergence de $\frac{2}{5}$, il faut effectuer « 2 » tours de spires pour retrouver la sixième feuille superposée à la première ; « 5 » intervalles ont été parcourus entre ces deux feuilles.

2°) *Les séries latérales* :

$$\frac{1}{2}, \frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12}, \frac{8}{19}, \ldots$$

$$\frac{1}{2}, \frac{3}{7}, \frac{4}{9}, \frac{7}{16}, \frac{11}{25}, \ldots$$

L'ensemble de la série principale et des séries latérales couvre les espaces compris entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$.

3°) *Les séries secondaires* concernent, par exemple, les valeurs comprises entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$, ou entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$.

Church (1901, 1902, 1904 a et b, 1920), critiquant les résultats des auteurs précédents, adopte un mode d'expression différent. Il ne considère plus la spirale génératrice unique, mais les spirales multiples (ou parastiques) que l'œil peut tracer. La disposition foliaire peut, alors, être exprimée par le système des *contacts parastiques.* Ainsi, lorsque *trois parastiques,* par exemple, peuvent être tracées *dans un sens dextre* (réunissant toutes les bases foliaires en contact dans le bourgeon), il y a *cinq parastiques sénestres* et *huit parastiques* plus redressées. Et le système de contact s'exprime par : 3 + 5.

Plantefol (1945 a et b, 1946 a, b et c, 1946-1947, 1947, 1950) aborde la phyllotaxie avec un esprit tout différent de ses prédécesseurs : « Expliquer la phyllotaxie d'une tige, ce n'est pas trouver des relations numériques entre les points représentatifs des feuilles et dont on aura idéalement rectifié la position sur une tige théoriquement rectifiée à une forme géométrique. C'est reconnaître les *rapports* qui existent sur la tige réelle *entre les éléments réels,* insertions foliaires, segments foliaires, cordons libéro-ligneux foliaires. »

L'observation des arrangements foliaires le conduit à la « théorie des hélices foliaires multiples », qui peut se résumer ainsi : « Les feuilles sont, sur les tiges, disposées sur des hélices en nombre variable suivant les plantes considérées, parfois uniques, le plus souvent multiples. Prolongées sur la tige par leurs segments foliaires, les feuilles apparaissent contiguës sur une même hélice. Les segments foliaires organisés à partir des ébauches foliaires peuvent être juxtaposés (contiguïté par juxtaposition), se recouvrir partiellement par un bord (contiguïté par chevauchement), se recouvrir totalement (contiguïté par superposition). » Cette nouvelle conception s'oppose catégoriquement aux idées classiques. L'auteur ne considère plus la « divergence » des feuilles, mais au contraire leur « contiguïté », et les « hélices foliaires » se trouvent substituées à la « spirale génératrice unique ».

A la suite de Plantefol, de nombreux chercheurs ont retrouvé, chez différentes espèces, le tracé des hélices foliaires : Carton (1948), Astruc (1949), Boulanger (1949), Roche (1949), Loiseau (1950, 1959), Penon (1951), Codaccioni (1954, 1955, 1956, 1957), Phelouzat (1955, 1960 b), Hadj-Moustapha (1956, 1958, 1959), Vescovi (1958 a, 1959, 1961 a).

Parallèlement aux travaux de Plantefol, Deschatres (1948, 1949, 1954) décrit les plantes observées en « parastiques privilégiées », elles correspondent aux hélices foliaires.

B. — **La phyllotaxie causale**

Basée sur les données de la phyllotaxie descriptive, la phyllotaxie causale recherche la cause ou les causes qui déterminent le mode de placement des feuilles.

Parmi les travaux les plus importants, citons ceux de M. et R. Snow (à partir de 1931) qui adoptent une théorie, celle du « *premier espace disponible* ». Cette théorie a été précisée au cours de leurs publications. Elle peut s'exprimer ainsi : « *La feuille naît dans le plus grand espace laissé libre entre les feuilles déjà formées et lorsque la distance au sommet du point végétatif a atteint une certaine valeur.* »

Grâce à l'observation et à de nombreuses expériences, la théorie du

« premier espace disponible » possède une base solide. Cependant, elle présente certaines faiblesses, par exemple celle de ne pouvoir expliquer des variations phyllotaxiques brusques (Camefort, 1956). Plantefol (1950) trouve, dans une expérience effectuée par M. et R. Snow, un appui à sa théorie des « centres générateurs ».

La théorie des « *centres générateurs de feuilles* », émise par Plantefol (1947), est une conséquence directe de la « théorie des hélices foliaires multiples ». Au sommet de chaque hélice, dans le méristème apical, un *centre générateur* provoque l'initiation des feuilles placées en contiguïté. Plantefol considère *le centre générateur comme une unité physiologique plutôt que comme une unité morphologique reconnaissable.*

Cette conception a été adoptée par les auteurs partisans de la théorie des hélices foliaires multiples. Et deux importants mémoires, l'un de Camefort (1956) sur les Gymnospermes et l'autre de Loiseau (1959) sur les Balsaminacées, par l'observation et par l'expérimentation, apportent un appui sérieux à la théorie des centres générateurs.

II. — LES MERISTEMES APICAUX

La structure et l'interprétation du fonctionnement des méristèmes apicaux ont été l'objet de nombreux travaux depuis plus d'un siècle. Buvat (1952, 1955 a, b et c), Camefort (1956), A. Lance (1958), en font un historique complet que nous ne reprendrons pas.

A. — Théories concernant le point végétatif

Après diverses opinions donnant à la partie la plus sommitale de l'apex un rôle prépondérant dans la construction des pousses feuillées, Plantefol (1947) énonce la *théorie de l'anneau initial.*

A la suite de sa théorie des hélices foliaires multiples et des centres générateurs de feuilles, cet auteur propose une interprétation nouvelle de l'organisation du point végétatif et de son fonctionnement. En suivant le trajet des hélices, sur les feuilles de plus en plus jeunes à l'intérieur du bourgeon, il est conduit à penser qu'elles aboutissent aux récents initiums, dans une zone subterminale et latérale. C'est *l'anneau initial* qui est le lieu de l'action des centres générateurs. Ainsi, avec Plantefol, ce n'est plus au niveau des « cellules apicales » que se situe le territoire essentiel du point végétatif, mais dans une région subapicale en forme d'anneau.

Les très importants travaux de Buvat (1950 a, b et c, 1951 a, b et c, 1952, 1953, 1955 a et b) ont confirmé et précisé le rôle de l'anneau initial dans les points végétatifs. Cet auteur décrit trois territoires dans un méristème caulinaire : *l'anneau initial, le méristème d'attente* et *le méristème médullaire.*

De nombreux chercheurs retrouvent dans les méristèmes qu'ils étudient la présence d'un anneau initial.

Chez les Dicotylédones : Sironval (1949), Bersillon (1951, 1955 a et b, 1956, 1957, 1958 a et b), Lance (1952, 1953, 1954 a, c et d, 1955 a, 1958, 1960), Fardy, Cuzin et Schwartz (1953), Favard (1955, 1956 a), Grandet (1955), Phelouzat (1955), Rougier (1955), Codaccioni (1957 b, 1962), Crockett (1957), Hadj-Moustapha (1957, 1958, 1959), Vescovi (1958 a et b, 1960, 1961 b), Bonnand (1959 a), Lance et Rondet (1959), Catesson (1960 a), Chabot-Jacquety (1960).

Chez les Monocotylédones : Catesson (1953, 1954), Poux (1957, 1958, 1960 a et b).

Chez les Gymnospermes : Camefort (1950 b, 1951, 1954, 1956), Tribot (1961).

Chez les Cryptogames vasculaires : Buvat et Liard (1953).

Pour tous ces auteurs, français pour la majorité, la « zone apicale axiale » n'est pas *nécessaire* dans l'ontogénèse de la pousse feuillée. Cependant, les objections à la théorie de l'anneau initial sont nombreuses, et la théorie attribuant une action prépondérante à la partie sommitale de l'apex n'est pas abandonnée. Des « mises au point » apportent une discussion sur les différentes opinions formulées. Citons celles de : Esau, Foster et Gifford (1954), Gifford (1954), Ball (1955), Buvat (1955 a), Newman (1956), Wardlaw (1957), Partanen et Gifford (1958), Cutter (1959), Tepfer (1960), Clowes (1961).

B. — Théories concernant le méristème floral

Les problèmes concernant la fleur sont de deux sortes. Certains auteurs se préoccupent surtout de connaître la nature des pièces florales, et d'autres, en liaison avec l'ontogénie, étudient la structure et le fonctionnement des méristèmes floraux et inflorescentiels.

1. — Nature des pièces florales.

Gœthe (1790) émet la « théorie de la métamorphose ». Il considère que la fleur est un rameau modifié et que les pièces florales résultent de la transformation de feuilles. Emberger (1931, 1944, 1951, 1952), par des arguments paléontologiques, est conduit à considérer cette théorie comme, actuellement, valable.

Cependant, des critiques sont émises. Schleiden (1837), Payer (1857), Coulter et Chamberlain (1903), pensent qu'une partie des carpelles, ou même leur totalité, n'est pas de nature foliaire. Pour Neumayer (1924), la fleur est faite de ramifications de l'axe et de leurs bractées axillaires.

Enfin, Thompson (1929, 1931, 1933, 1934, 1944) considère la fleur comme un réceptacle formé par l'axe, sur lequel se développent des émergences sporogènes. Grégoire (1935 c, 1938) pense aussi que la fleur est un appareil sporogène autonome, mais sans relation aucune avec les organes végétatifs de la plante. Pour cet auteur, le développement des pièces florales est différent de celui des feuilles.

Plantefol (1948) considère les sépales comme les dernières productions de l'anneau initial. Les pétales ont la même origine que les sépales, tandis que les étamines et les carpelles sont les seules productions de nature vraiment florale. Pour cet auteur, le méristème floral provient de la transformation du point végétatif de la tige.

2. — Structure et fonctionnement des méristèmes floraux et inflorescentiels.

Nous avons vu qu'à propos du point végétatif, les opinions sont souvent fort différentes en ce qui concerne la structure et le fonctionnement. Les chercheurs qui s'intéressent à la phase florale ou à la phase inflorescentielle sont, en général, guidés par l'idée qu'ils avaient retenue au sujet du méristème végétatif.

Grégoire considère que le méristème reproducteur est *sui generis,* qu'il ne provient pas de la modification de l'ensemble du point végétatif. Les vues de cet auteur sont, à ce sujet, entièrement abandonnées.

Newman (1936), Engard (1944), Philipson (1946, 1947 a, b et c, 1948 a et b, 1949), Lawalrée (1948), Rauh et Reznik (1951, 1953), Popham et Chan (1952) suivent la transformation du point végétatif en méristème floral ou inflorescentiel.

D'autres auteurs se sont aussi préoccupés du méristème reproducteur : Reeve (1943), Miller et Wetmore (1946), Boke (1947).

L'évolution du méristème, au moment du passage à la phase florale, prend une grande importance pour les chercheurs qui reconnaissent, dans le point végétatif, le fonctionnement d'un anneau initial.

Pour Buvat (1951 c et d, 1952, 1955 a), le caractère essentiel de la transformation d'un point végétatif en méristème floral ou inflorescentiel est l'*entrée en activité des cellules du méristème d'attente.* Ce territoire apical, sensiblement inactif dans le point végétatif, prolifère pour construire l'appareil reproducteur. Il prend le relai de *l'anneau initial qui*

s'épuise et disparaît. Pour une fleur, l'anneau initial s'épuise après avoir formé les sépales ; pour une inflorescence, il s'épuise dès les premières bractées.

Ce point de vue a été bien mis en évidence par certains auteurs : Lance (1954 b, 1956 a, 1957), Lance-Nougarède (1960), Lance et Rondet (1957, 1958 a, 1959), Favard (1956 b), Magin (1960).

Cependant, d'autres chercheurs retrouvent l'anneau initial, en temps que méristème organogène, dans l'apex des inflorescences : Bersillon (1956, 1957, 1958 a et b), Hadj-Moustapha (1957, 1959), Phelouzat (1957, 1962 a et b), Bonnand (1959 b), Vescovi (1960, 1961 b).

Lance-Nougarède (1961), chez deux espèces dont les inflorescences sont en grappe sans fleur terminale, observe chez l'une la disparition, chez l'autre le maintien d'un anneau initial.

METHODES ET TECHNIQUES D'ETUDE

I. — PHYLLOTAXIE

La seule méthode utilisée pour l'étude phyllotaxique d'une tige adulte est l'observation directe suivie d'un dessin précis des insertions foliaires ou bractéales prolongées par leurs segments. Le dessin est effectué en conservant les rapports véritables que les segments présentent entre eux.

II. — HISTOLOGIE, CYTOLOGIE, CYTOCHIMIE

Après une observation macroscopique, suivie d'un dessin et d'un relevé des caractères remarquables, l'échantillon est dégagé, sous la loupe binoculaire, de ses parties les plus externes, afin d'approcher le plus près possible de la zone à étudier.

Les techniques classiques de préparation des échantillons ont été utilisées (1) :

— Fixations par les mélanges de Navachine, Regaud, Meves.

— Colorations par l'hématoxyline ferrique, par la fuchsine d'Altmann ; réaction nucléale de Feulgen.

— Amidon mis en évidence par la méthode de Guilliermond et par la réaction de Mac-Manus.

— Localisation des acides ribonucléoprotéiques par la technique de Brachet.

(1) Les références concernant ces techniques peuvent être retrouvées dans les thèses de Buvat (1944-1945), Camefort (1956), A. Lance (1957) et dans le traité d' « Histochimie et cytochimie animales » de Lison (*Gauthier-Villars* Ed., Paris, 1953).

PREMIERE PARTIE

Morphologie, Anatomie, Phyllotaxie chez l'*Agrimonia eupatoria* L.

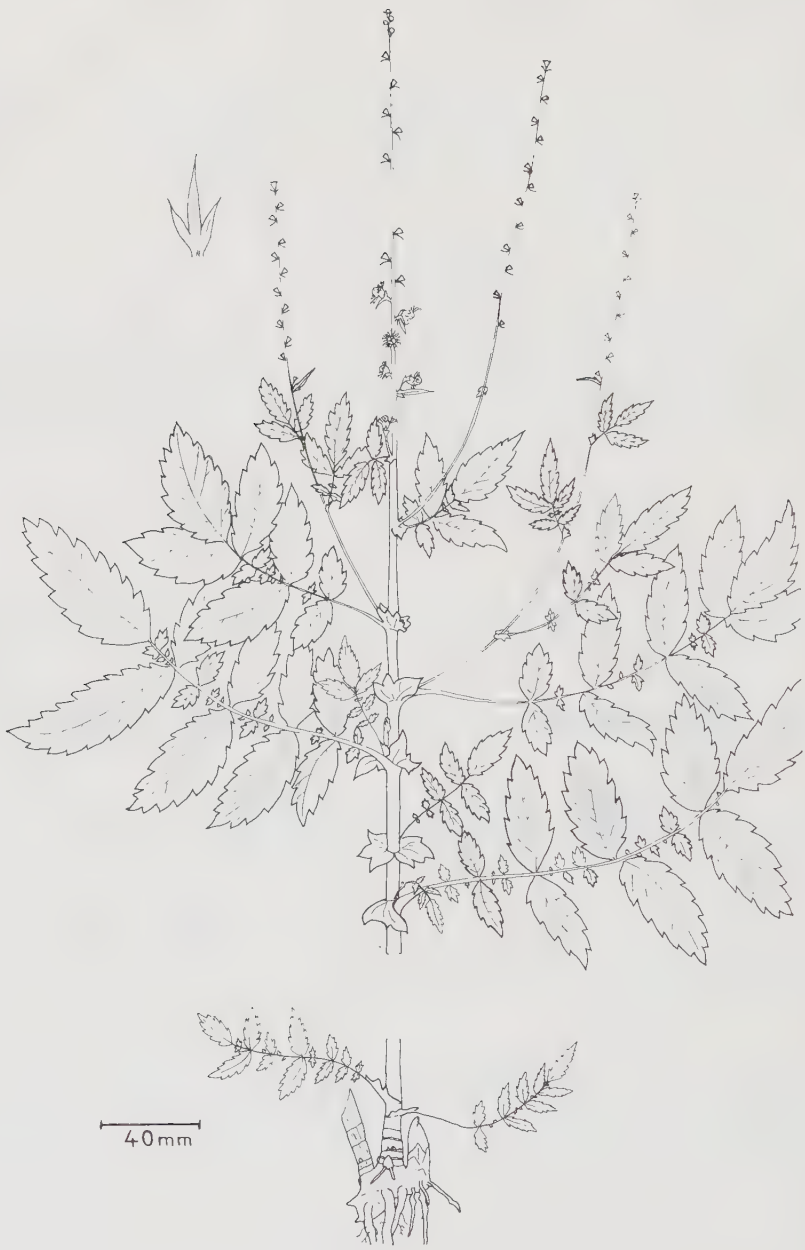


Fig. 1. — Pied d'*Agrimonia eupatoria* L.

Le rhizome porte, sur sa face inférieure, des racines et, sur sa face supérieure, on voit, à gauche, le reste de la pousse de l'an passé ; au centre, la pousse aérienne entièrement développée et, à droite, un volumineux bourgeon qui prépare la pousse de l'année suivante. — A la base de la plante, les entre-nœuds

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE. ANATOMIE

I. — MORPHOLOGIE EXTERNE

L'Aigremoine, *Agrimonia eupatoria* L., est classée par RAUNKIAER (1934) comme *une plante hémicryptophyte avec rosette partielle.* En effet, elle passe la mauvaise saison sous la forme d'un rhizome situé près de la surface du sol et, chaque année, à la fin du printemps, une pousse aérienne qui porte des feuilles et des fleurs s'épanouit (fig. 1).

A la sortie de l'hiver, la plante présente un aspect de rosette : les feuilles étalées sont séparées par des entre-nœuds très courts. Mais il s'agit d'une « fausse-rosette » ou « rosette partielle », parce que, lorsque la plante s'allonge avant de fleurir, d'une part, ces entre-nœuds grandissent et, d'autre part, il se forme de nouvelles feuilles d'un type identique.

A. — Description du rhizome

Le rhizome (fig. 2, I) a une direction sensiblement horizontale : il est *plagiotrope.* Il s'accroît, chaque année, par l'adjonction de la portion basale d'une pousse aérienne : son mode de développement est donc *sympodial.*

La partie supérieure est hérissée par la base flétrie des pousses des années successives et la partie inférieure est pourvue de racines.

Il est facile, en déterrant ces rhizomes, de suivre la construction de la pousse d'une année. Elle s'effectue très tôt par le développement d'un bourgeon axillaire situé à la base de la pousse de l'année précédente.

---

sont courts ; dans cette région s'inséraient les écailles. Au-dessus des entre-nœuds plus hauts espacent les feuilles pennatiséquées pourvues de deux larges stipules. Les bourgeons axillaires sont végétatifs ; ils ont un développement restreint. Au voisinage de l'inflorescence, les feuilles se réduisent et se simplifient ; les bourgeons axillaires se développent en inflorescences latérales. Les inflorescences sont des « grappes terminées ». Les éléments foliaires qu'elles portent sont des bractées, d'abord à trois dents (en haut et à gauche de la fig.) et ensuite à une seule dent.

B. — Elaboration et constitution de la pousse aérienne

En juillet, le bourgeon est globuleux. Il mesure 7 mm et il est entièrement protégé par sa première écaille charnue et blanche.

Une dissection montre que les éléments successivement formés se com-

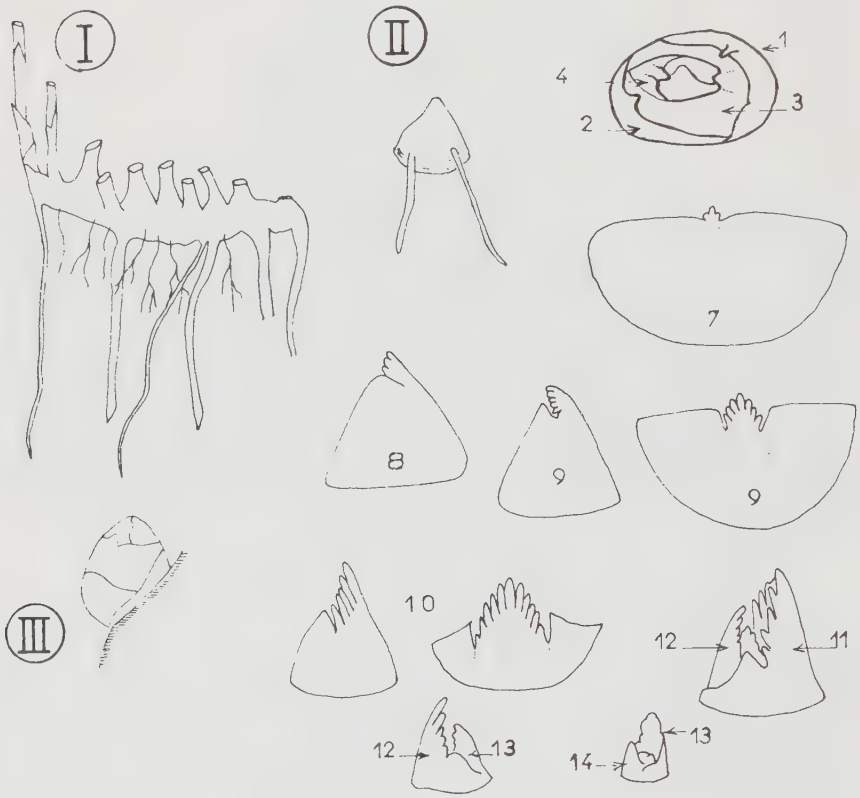


Fig. 2. — Rhizome et bourgeon.

I. — Rhizome plagiotrope montrant, sur sa face supérieure, les restes des pousses aériennes des années successives.

II. — La pousse de l'année à l'état de bourgeon en juillet. En haut et à gauche, bourgeon vu de face montrant deux longues racines. — En haut et à droite, bourgeon vu de dessus. — 1, 2, 3,... 14, éléments foliaires détachés lors de la dissection de ce bourgeon. Les éléments 1, 2, 3 et 4 sont des écailles ; seule une petite pointe apicale indique leur axe. En 7 (élément étalé), la pointe commence à s'orner de lobes ; en 8 (de profil), 9 et 10 (de profil et étalé), la partie apicale grandit et se complique, tandis que la base devient plus petite et s'échancre en deux stipules. En 12, 13 et 14, ébauches de vraies feuilles. Sur la dernière figure, en bas et à droite, on aperçoit le point végétatif avec un primordium.

III. — Bourgeon globuleux et fermé en août-septembre.

pliquent peu à peu (fig. 2, II). Au sommet de l'écaille, dans son axe, une pointe, d'abord petite et simple, s'orne ensuite de lobes dont le nombre augmente au fur et à mesure que cette région devient plus importante et que le reste de l'écaille, en se rétrécissant, prend latéralement la forme de deux stipules. A cette période de l'année, le bourgeon est souterrain.

Durant les mois suivants, le bourgeon continue de grossir et de former de nouvelles feuilles, mais il garde le même aspect globuleux et fermé (fig. 2, III). Les premières écailles se distendent et se déchirent par le fait de l'augmentation de volume du bourgeon.

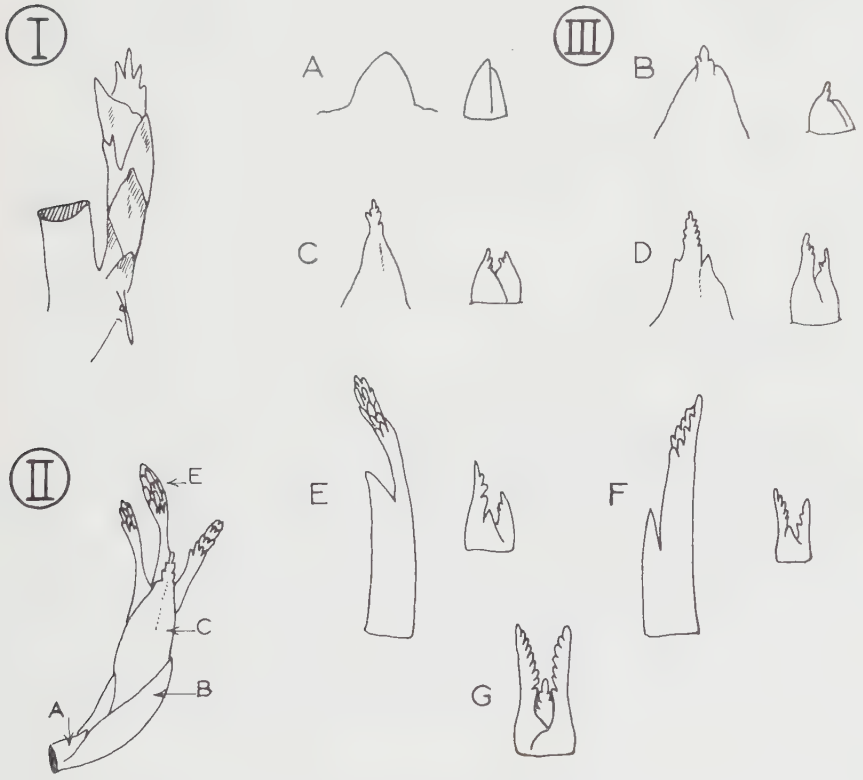


Fig. 3. — Différents états du bourgeon.

I et II. — Bourgeons observés à la fin de la saison froide.

III. — Différents éléments foliaires du bourgeon dessiné en II et leurs bourgeons axillaires ; A, écaille (à gauche) et bourgeon axillaire (à droite) ayant formé deux écailles ; B, C et D, « écailles-feuilles » (partie sommitale), les bourgeons axillaires ont formé des écailles-feuilles ; E et F, « feuilles-écailles » (en entier), les bourgeons axillaires ont formé des « feuilles-écailles » ; G, bourgeon axillaire avec deux vraies feuilles formé durant la phase en rosette de la plante.

A la fin de la saison froide, dont la date varie suivant les rigueurs de l'hiver, le bourgeon éclate et s'allonge (fig. 3, I). Les écailles se sont écartées et laissent sortir le sommet des formations foliaires plus récentes qui atteignent alors la surface du sol et deviennent chlorophylliennes. Les différents éléments de forme intermédiaire entre les écailles et les feuilles, qui ont été observés dans le bourgeon de juillet, se sont accrus. En devenant adultes, ces formations peuvent être appelées des « écailles-feuilles » lorsqu'elles ressemblent plus à une écaille qu'à une feuille (fig. 3, III, B, C, D, ce sont les formations les plus anciennes) et des « feuilles-écailles » lorsqu'elles sont très voisines des feuilles, mais ont encore des caractères d'écaille (fig. 3, III, E et F, ce sont les formations les plus récentes).

Il est intéressant de remarquer la forme des bourgeons axillaires. En effet, la nature de leurs deux premiers éléments est essentiellement liée à l'aspect des organes axillants. C'est ainsi (fig. 3, III) qu'un bourgeon axillaire *d'écaille* élabore, en premier, deux *écailles simples* (A). Un bourgeon axillaire « *d'écaille-feuille* » forme, en premier, deux « *écailles-feuilles* » (B, C et D) et celui d'une « *feuille-écaille* » porte extérieurement deux « *feuilles-écailles* » (E et F). *Plus la forme de l'organe axillant ressemble à une feuille, plus les premiers éléments du bourgeon axillaire ressemblent à une feuille.*

Ce fait ne peut recevoir, précisément, aucune explication. Nous verrons qu'un phénomène analogue se retrouve, plus tard, au niveau des autres feuilles de la pousse.

Au printemps, les feuilles caractéristiques de la plante sont étalées et leur ensemble forme une rosette. Ce sont les feuilles qui étaient situées près du point végétatif dans le bourgeon de juillet, et qui se sont accrues. Elles sont décrites classiquement comme des *feuilles pennatiséquées* avec 9 à 13 segments dentés importants, pouvant être assimilés à des *folioles* et entre eux, insérés sur le rachis, des segments plus petits de forme et de taille irrégulières. A la base du pétiole, deux larges stipules dentées entourent l'axe complètement (fig. 1).

Les premiers éléments des bourgeons axillaires de ces feuilles sont deux vraies feuilles (fig. 3, III, G). La plante est à un stade de plein fonctionnement végétatif que nous décrirons plus loin comme la « phase en rosette ».

Ensuite, la plante traverse « une phase d'élongation » qui est encore végétative. Les entre-nœuds sont plus hauts, et enfin, c'est la « phase inflorescentielle » qui met en place une « *grappe terminée* ».

Un nouveau changement dans la forme des organes foliaires apparaît lorsque la plante s'allonge et que la mise à fleur se produit.

La figure 1 a été dessinée en septembre. A la base de la tige, les entre-nœuds sont courts et les éléments qui s'y inséraient se sont desséchés

et sont tombés. Ces éléments étaient les « écailles-feuilles » et les « feuilles-écailles ». Les gros bourgeons que l'on aperçoit sont des axillaires (vraisemblablement d'écailles) qui préparent la pousse de l'année suivante.

Les deux feuilles, assez grêles, juste au-dessus, sont parmi les premières feuilles de la phase en rosette.

Plus haut, il y a 11 feuilles ayant de 9 à 13 folioles et enfin, avant l'inflorescence terminale, il y a une feuille à 7 folioles, puis une feuille à 5 et une feuille à 3 folioles. Ces feuilles qui sont élaborées au moment où la plante prépare sa floraison peuvent être nommées « *feuilles préflorales* ».

L'inflorescence porte des bractées. Les premières ressemblent encore aux feuilles préflorales, puis leur limbe est formé de trois dents aiguës ; elles ne montrent pas de stipules. Vers le haut, elles sont de plus en plus simples et de plus en plus petites.

On assiste ainsi, en partant des feuilles caractéristiques et en allant vers le sommet de la pousse, à une *réduction* progressive de la taille des organes foliaires qui s'effectue en même temps qu'une *simplification* de la forme de ceux-ci.

Les bourgeons axillaires manifestent un comportement différent suivant leur position sur l'axe.

Les bourgeons formés durant la phase en rosette restent dormants, à l'état de bourgeons végétatifs. S'il arrive qu'ils se développent, par une action anormale, ils portent uniquement des feuilles.

Les bourgeons élaborés durant la phase d'élongation sont susceptibles de donner des inflorescences latérales en grappes terminées. Ces rameaux sont différents selon qu'ils sont proches ou éloignés de l'inflorescence terminale. Ainsi, le premier rameau, en haut, est directement inflorescentiel. Les autres traversent une phase végétative plus ou moins longue avant de former une inflorescence. Cette phase végétative est d'autant plus importante que le rameau est plus éloigné de l'inflorescence. La première feuille du rameau a *toujours* un nombre de folioles inférieur à celui de la feuille axillante. Et lorsque ces rameaux portent plusieurs feuilles, on retrouve à leur niveau la *réduction* et la *simplification* qui ont été observées sur l'axe principal.

En conclusion, ces observations montrent qu'un pied d'Aigremoine présente un « *développement hétéroblastique* », terme créé par Goebel (1898), qui signifie un changement dans la forme des feuilles au cours de la vie de la plante. Goebel attribuait au taux de nutrition de l'apex ou de la pousse un rôle essentiel dans ce phénomène. De nombreux auteurs ont essayé, ensuite, d'en rechercher les causes exactes. Parmi eux, Ashby (1948), Wardlaw (1952), Allsopp (1954) font une mise au point et discutent les différentes observations et expériences effectuées. Des facteurs internes,

morphologiques, physiologiques, génétiques interviennent aussi bien que différents facteurs externes.

Chez l'Aigremoine :

— *la première étape du développement hétéroblastique* qui conduit au passage de la forme d'écaille à la forme de feuille pennatiséquée se traduit par une *complication progressive de la première forme. Elle s'effectue lorsque le bourgeon est souterrain ;*

— *la seconde étape du développement hétéroblastique,* qui est constituée par le passage de la forme de feuille pennatiséquée à la forme de bractée, se traduit, au contraire, par une *réduction et une simplification progressive. Elle s'effectue au moment où la plante prépare sa floraison.*

II. — ANATOMIE DE LA TIGE

La structure anatomique d'une tige d'Aigremoine, lorsque le développement est achevé, ne présente pas les mêmes caractères suivant le niveau où elle est observée.

A la base de la tige (fig. 4, I), les formations libéro-ligneuses secon-

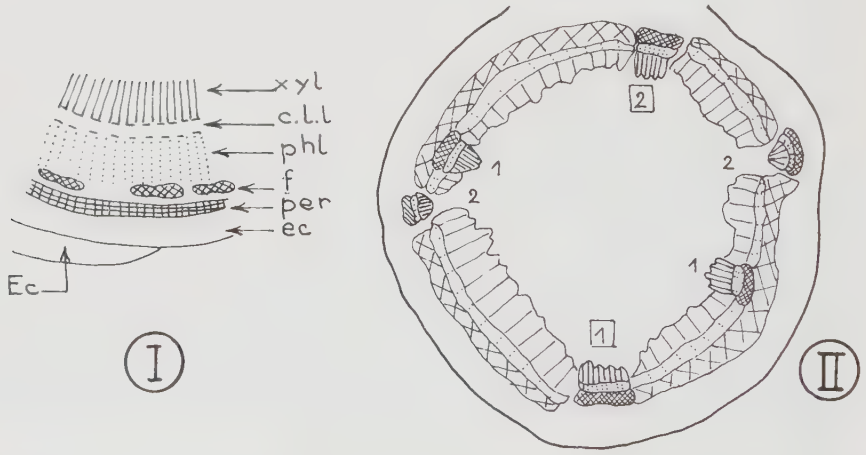


Fig. 4. — Anatomie de la tige.

I. — *Niveau de l'insertion des écailles* (Ec.). Un périderme (per.) naît dans la partie interne de l'écorce (ec.). Un cambium libéro-ligneux (c. l. l.) forme un anneau continu de xylème secondaire (xyl.) et de phloème secondaire (phl.). A l'extérieur du phloème se trouvent des fibres sclérifiées (f.).

II. — *Nœud et trace foliaire.* Une feuille présente trois traces (p. ex. 1 ; le chiffre encadré est le faisceau médian). La trace foliaire est trilacunaire (on voit que, pour la feuille 2, l'appareil conducteur de l'axe s'interrompt au niveau de chacun des trois faisceaux). Les traces sont intriquées (un faisceau latéral de la feuille 2, plus récente, s'intercale dans l'arc occupé par la feuille 1).

daires forment un anneau continu par le fonctionnement également réparti d'un cambium. Le phloème secondaire est limité çà et là par des îlots de fibres sclérifiées, et, au-delà de cette région, prend naissance un périderme. Le périderme n'existe que dans cette partie de l'axe.

Les dessins de la figure 5, représentant des coupes effectuées à des niveaux de plus en plus élevés dans la totalité de l'axe (de I à VII), montrent que l'anneau continu des tissus conducteurs se scinde progressivement en faisceaux isolés. A la partie supérieure de l'inflorescence (fig. VII), il n'y a plus que quelques faisceaux qui sont ceux des dernières bractées et ceux de la fleur terminale.

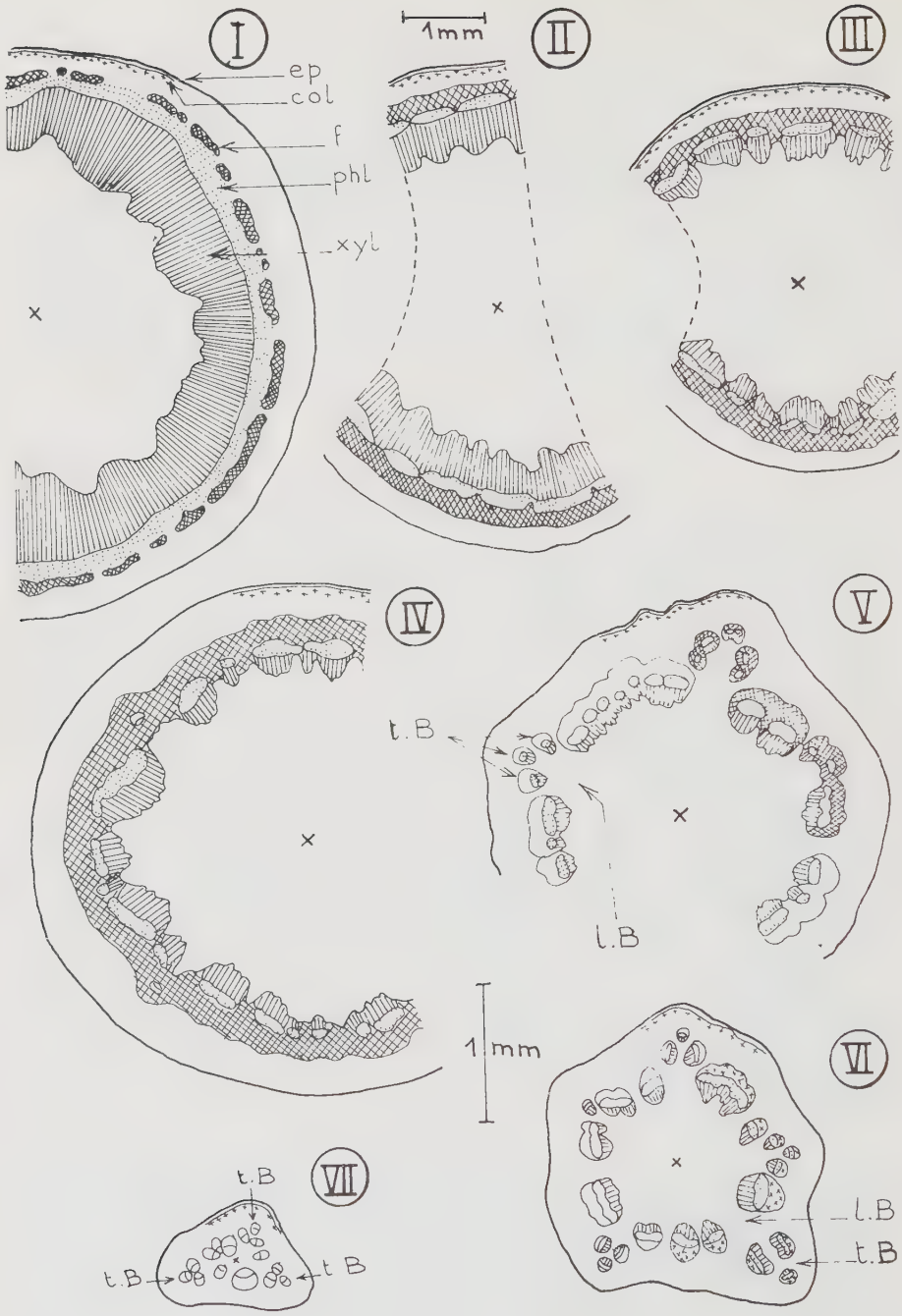
La trace d'une feuille et celle d'une bractée n'ont pas la même constitution :

— les faisceaux qui desservent une feuille sont au nombre de *trois* au niveau de l'insertion (fig. 4, II). *La trace foliaire est trifasciculée ou triple.* Chaque faisceau s'intercale dans l'appareil conducteur de l'axe qui, à son niveau, présente une interruption ; c'est une *lacune* ou *fenêtre foliaire.* On dit, alors, que *la trace foliaire triple est trilacunaire.* Les trois faisceaux foliaires sont écartés. Le chevauchement latéral de deux insertions voisines, se produisant d'un seul côté, a comme conséquence « l'intrication » des deux faisceaux marginaux de ce même côté. De plus, ces faisceaux s'incluent rapidement au cylindre central, et très vite sous l'insertion, l'anneau redevient continu.

En résumé, *la trace foliaire de l'Aigremoine est triple, trilacunaire, intriquée et brève.* Bersillon (1955 a), à propos d'une étude chez les Papavéracées, pense qu'il est nécessaire de définir une trace foliaire par ces quatre caractères, correspondant respectivement au nombre de faisceaux, au nombre de lacunes, à l'étalement tangentiel et à l'extension verticale.

— la trace d'une bractée (fig. 5, V) est, elle aussi, formée de trois faisceaux, mais ceux-ci sont groupés et s'intercalent dans le cylindre central par une seule lacune. *La trace triple est devenue unilacunaire.* Ainsi, les faisceaux de deux bractées voisines sont éloignés. Le trajet vertical reste bref.

En *conclusion,* la trace trifasciculée est trilacunaire pour une feuille et unilacunaire pour une bractée. Plantefol (1946-1947) dit que, dans la trace trilacunaire, les cordons latéraux marquent les bords du segment foliaire. Ainsi, *par l'étude anatomique, on peut déjà prévoir que la pousse de l'Aigremoine montrera des changements phyllotaxiques.*


I
ep
col
f
phl
xyl
1mm
II
III
IV
V
t.B
l.B
1 mm
VI
l.B
t.B
VII
t.B
t.B
t B

III. — VARIATION DU DIAMETRE DE LA TIGE

Le diamètre de la pousse, lorsque le développement complet est achevé, présente une diminution très nette depuis la base jusqu'au sommet. Les figures concernant la structure anatomique (fig. 5) montrent que l'épaisseur des tissus vasculaires secondaires est de moins en moins grande, ce qui est en rapport avec le fait que ces formations sont de plus en plus récentes en allant vers le haut.

Le tableau suivant donne des mesures prises sur les coupes effectuées à partir d'un seul échantillon :

Niveau	*Diamètre de la pousse*	*Diamètre de de la moelle*	*Epaisseur de l'écorce*
Base de la partie végétative	7 mm	3,75 mm	0,75 mm
Milieu »	6,25	3,70	0,69
Fin »	5	3	0,56
Juste avant l'inflorescence	3,9	2,3	0,56
Début de l'inflorescence	3,4	2,1	0,53
1/3 »	2,8	1,7	0,53
Milieu »	2,3	1,3	0,39
2/3 »	1,9	0,9	0,39
Fin »	1,4	0,53	0,35
A 1 cm de la fleur terminale	0,7	0,17	0,25

La diminution du diamètre est progressive. Les dimensions de la moelle et de l'écorce s'abaissent aussi peu à peu, mais les proportions ne

---

Fig. 5. — Anatomie de la tige.

I. — *Zone inférieure de la partie végétative.* Anneau continu de xylème (xyl.) et de phloème (phl.) dû au fonctionnement régulier d'un cambium. Moelle importante. Ecorce réduite et limitée par les fibres sclérifiées (f.) à l'intérieur et par deux assises de collenchyme (col.) et un épiderme pilifère (ep.), à l'extérieur. Absence de périderme.

II. — *Zone moyenne de la partie végétative.* Les fibres sclérifiées sont en anneau continu. Elles s'intercalent par places entre le phloème.

III. — *Fin de la partie végétative.* La taille de l'ensemble diminue, mais la variation est plus sensible au niveau de la moelle qu'au niveau de l'écorce. Les tissus conducteurs sont en gros faisceaux isolés.

IV. — *Zone précédant juste l'inflorescence.* Le morcellement de l'appareil conducteur s'accentue.

V. — *Partie inférieure de l'inflorescence.* La trace bractéale (t. B.) est trifasciculée, mais unilacunaire (l. B., lacune bractéale). L'appareil conducteur est formé de gros faisceaux isolés.

VI. — *Partie supérieure de l'inflorescence.* Plusieurs traces bractéales apparaissent sur la coupe. Les faisceaux conducteurs sont coiffés de fibres non sclérifiées. La diminution qu'a subi le diamètre de la moelle est importante. Il n'y a plus qu'une assise collenchymateuse sous l'épiderme.

VII. — *A 1 cm sous la fleur terminale.* L'appareil conducteur est réduit à trois traces bractéales et aux faisceaux qui viennent de la fleur.

(La croix, au centre de chaque figure, donne l'axe de symétrie.)

sont pas les mêmes. C'est ainsi que le diamètre de la moelle est 22 fois plus petit au sommet de la pousse, tandis que l'épaisseur de l'écorce n'est que trois fois plus faible. C'est donc la moelle qui subit essentiellement les variations de taille. Etant donné que c'est *le même méristème* qui, par son organogénèse, construit la totalité de la pousse, on pourrait penser que ces chiffres indiquent, dans l'apex, une variation semblable. Les études ontogéniques montrent qu'il n'en est rien ; des phénomènes plus complexes entrent en jeu. Une moelle large n'est pas due à un méristème élargi. Il en est de même pour le phénomène inverse. Ce sont les cellules issues du méristème qui, par leur comportement (multiplication cellulaire plus ou moins accentuée dans le sens radial par exemple), déterminent les dimensions du tissu adulte.

Ceci conduit à la remarque suivante : *une observation morphologique, lorsqu'elle veut expliquer, doit toujours être complétée par des études ontogéniques.*

CHAPITRE II

ETUDE PHYLLOTAXIQUE DE LA POUSSE AERIENNE

L'étude phyllotaxique est effectuée, d'une part, sur les pieds portés par le rhizome et, d'autre part, sur les plants provenant de germinations. De plus, l'observation d'anomalies, principalement situées au niveau de l'inflorescence, apporte des résultats intéressants.

I. — POUSSES AERIENNES PROVENANT DE RHIZOMES

Les pousses sont observées à la fin de l'été, au moment où le développement complet et l'élongation sont terminés.

A. — Différents types d'organes foliaires

Dans le premier chapitre, les différents types d'organes foliaires que porte une pousse ont été décrits.

L'insertion des écailles, des « écailles-feuilles », des « feuilles-écailles » et des feuilles de la phase végétative entoure l'axe complètement. Mais, au niveau des feuilles de la phase préflorale, un espace apparaît entre les terminaisons des stipules. L'insertion diminue ; elle ne se fait plus sur 360°. Ce phénomène s'accentue pour les bractées de l'inflorescence dont les cicatrices deviennent très étroites.

Les entre-nœuds présentent des hauteurs variables suivant la région considérée. Ils sont courts, de l'ordre de 0,15 cm dans la zone des écailles, puis s'agrandissent jusqu'à environ 1 cm dans la région des « feuilles-écailles ». Ils peuvent atteindre 4 cm pour les feuilles de la phase végétative et présentent leur maximum au niveau de la phase préflorale avec 6 cm et plus. Sur l'inflorescence, ils sont, au début, encore assez longs, de l'ordre de 4 cm ; puis ils diminuent rapidement et deviennent irréguliers.

Ainsi, en suivant la pousse aérienne, on rencontre trois types fondamentaux d'organes foliaires : les écailles, les feuilles, les bractées. On pense souvent qu'il n'est pas logique d'unir dans un tracé phyllotaxique des éléments qui ne sont pas analogues. Dans le cas de l'Aigremoine, c'est le même apex qui, par son anneau initial, forme, au cours d'une année, des

écailles, des feuilles et des bractées sans qu'aucune interruption ne se produise dans le fonctionnement. L'examen de la plante montre d'ailleurs ces formes intermédiaires dont nous avons parlé ; elles illustrent le déroulement progressif et continu des phénomènes qui conduisent à des organes foliaires de morphologie très différente.

B. — Délimitation des segments

La cicatrice foliaire, légèrement épaissie, est trifasciculée ; elle se prolonge, de chaque côté, par l'insertion fine des stipules qui engainent l'axe complètement (fig. 6, I). La nervation des stipules se fait par des ramifications provenant des faisceaux latéraux. Sous l'insertion de la feuille, les trois faisceaux vasculaires forment trois côtes saillant à la surface de la tige. Nous limitons le segment foliaire à la surface qui s'étend d'un faisceau latéral à l'autre en passant par le faisceau médian. Le choix de cette valeur est rendu vraisemblable par les études ontogéniques où il apparaît que les parties latérales de l'insertion d'une feuille ne viennent pas directement de l'anneau initial, mais s'élaborent à partir de la face abaxiale de la feuille suivante, déjà formée.

D'autre part, l'examen d'un pied développé, anormal dans la formation des stipules, vient à l'appui de cette hypothèse. Pour un certain nombre de feuilles (fig. 6, III, de F_1 à F_5), les parties latérales de l'insertion, correspondant aux stipules, se prolongent plus ou moins rapidement vers le bas en cicatrices verticales ; la région médiane de l'insertion, correspondant à celle du pétiole, délimitée par les trois faisceaux vasculaires, reste toujours horizontale. On peut supposer que si une partie foliaire proprement dite avait manqué, la phyllotaxie de cette région eut été affectée. Or, la phyllotaxie ne subissant aucune modification, il semble logique de penser que l'intervention qui a provoqué cette altération ne s'est exercée qu'au moment de la formation des stipules. Et le segment foliaire, déjà constitué, est délimité par les faisceaux latéraux.

Les écailles et les feuilles préflorales possèdent aussi trois faisceaux vasculaires, que l'on peut suivre le long de la tige.

Pour la première bractée florale et quelquefois la seconde, il y a encore trois faisceaux, mais ensuite un seul cordon est saillant, il prolonge l'insertion devenue très étroite et marque le segment bractéal (fig. 6, II). Le segment bractéal est rendu proéminent surtout par les faisceaux conducteurs de la fleur, la vascularisation de la bractée étant de plus faible importance.

La circonférence de l'axe, nous l'avons noté, diminue progressivement de la base au sommet. La largeur des segments reste à peu près stable pour les écailles et les feuilles, 7 à 8 mm environ. Puis cette valeur

s'abaisse à 5 mm pour les feuilles préflorales, à 3 mm pour les bractées de la base de l'inflorescence et enfin à 1 mm, ou moins encore, pour celles du sommet.

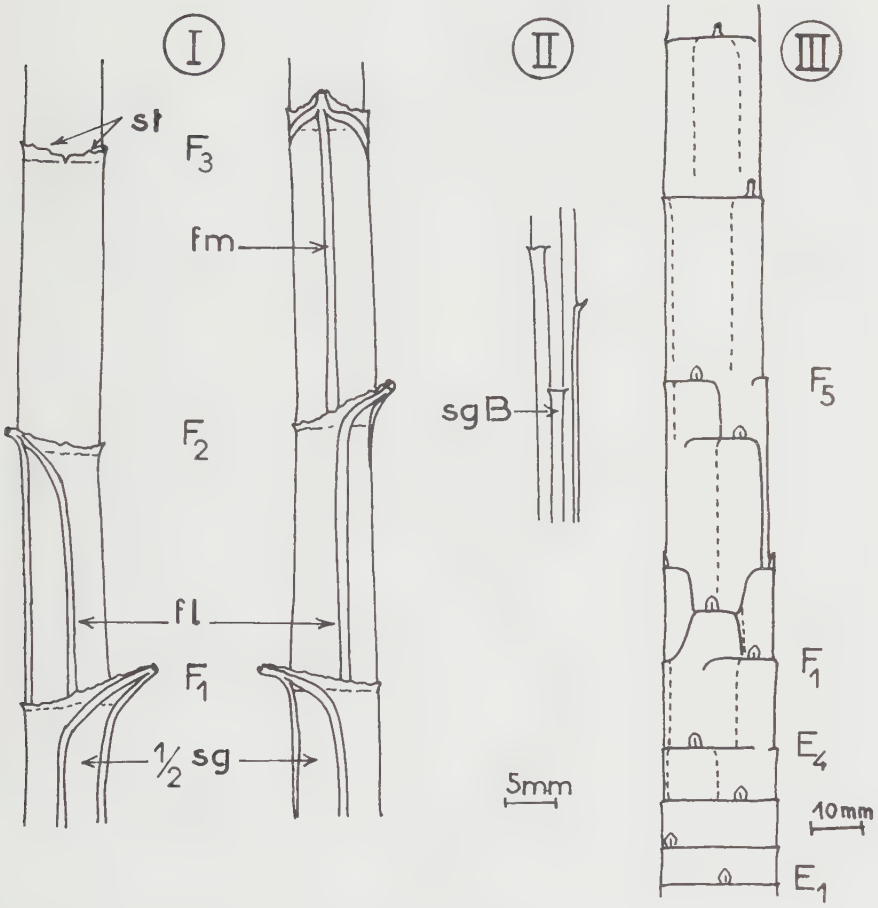


Fig. 6. — Segments foliaires.

I. — Les deux faces de la tige montrent l'insertion de la feuille (F) et de ses stipules (st.) tout autour de l'axe. Le segment foliaire (sg.) n'est pas vu en entier sur une face ; il est limité par la région allant d'un faisceau latéral (f. l.) à l'autre en passant par le faisceau médian (f. m.).

II. — Axe de l'inflorescence avec ses segments bractéaux étroits (sg. B.).

III. — Développée d'une tige d'Aigremoine présentant une insertion anormale des stipules pour les feuilles allant de F_1 à F_5. — E_1 à E_4 sont des écailles. Les insertions sont en traits pleins ; les cordons latéraux qui limitent les segments sont en traits interrompus. L'axe de la feuille ou de l'écaille est marquée par son bourgeon axillaire.

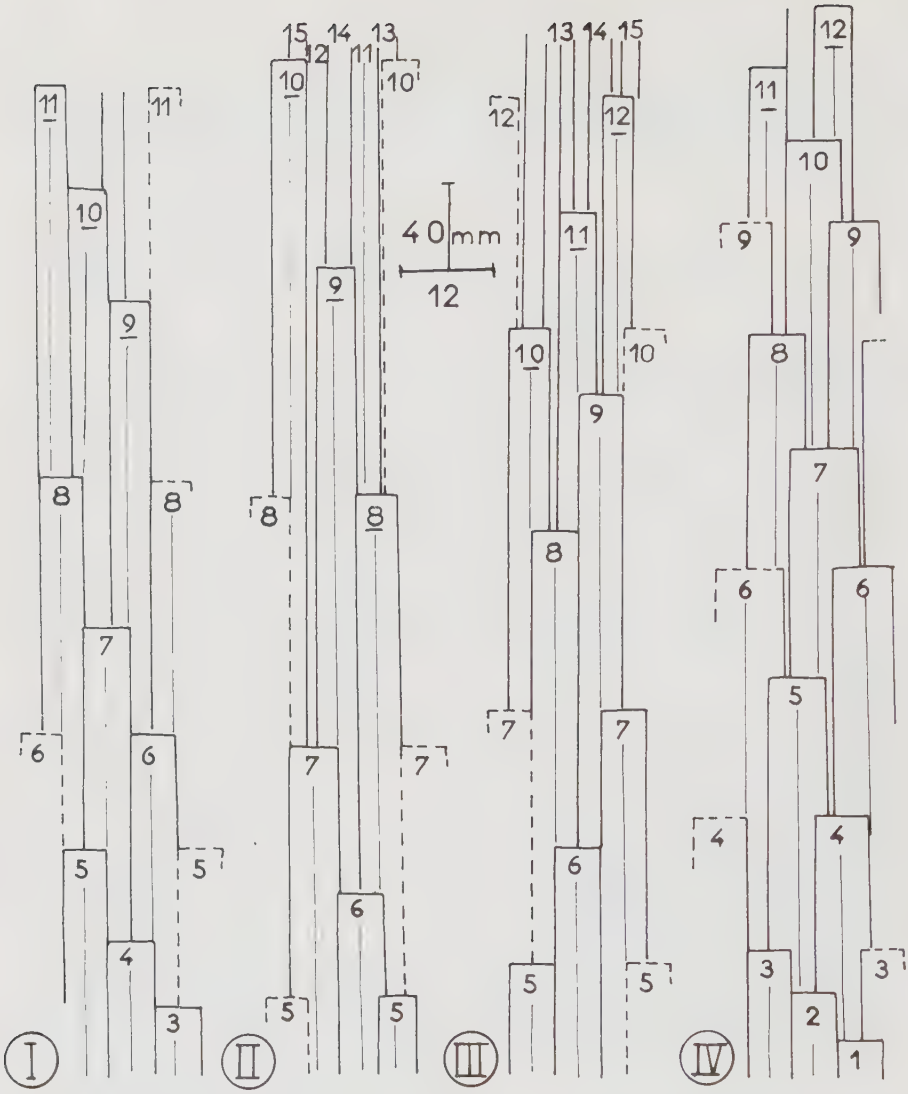


Fig. 7. — Phyllotaxie de la pousse végétative. Contacts parastiques du type 1.2.3.

I. — Les contacts d'ordre 1 se maintiennent au niveau des feuilles préflorales (9, 10, 11).

II. — 8, 9 et 10 sont les feuilles préflorales. Les contacts d'ordre 1 disparaissent entre 9 et 10.

III. — Les contacts d'ordre 1 disparaissent dès la première feuille préflorale (10).

IV. — Exemple de chevauchement important.

Les segments foliaires sont représentés par trois traits verticaux schématisant les faisceaux vasculaires qui font saillie sur la tige. Les numéros soulignés d'un trait sont les segments des feuilles préflorales. Pour chaque figure, le dernier segment dessiné est celui de la dernière feuille préflorale.

C. — Description phyllotaxique de la pousse végétative

Pour l'étude phyllotaxique, nous utiliserons la description *en contacts parastiques* qui nous a paru être la façon la plus claire de traduire les positions des segments foliaires, sans préjuger d'une théorie.

Considérons la surface développée d'une tige (fig. 7, I). Le segment foliaire 6 est en contact par juxtaposition avec le segment 7. De plus, il est en contact, par chevauchement, d'une part avec le segment 8 par sa partie droite et, d'autre part, par sa partie gauche, avec la « queue » du segment 9 situé très au-dessus de lui. *Chaque segment foliaire réalise ces trois modes de contact.* On peut ainsi tracer des *lignes parastiques* qui unissent les segments réalisant entre eux, successivement, le même mode de contact.

Les trois groupes de contacts parastiques que présente cette tige sont les suivants :

— *Le contact par juxtaposition,* qui se manifeste entre 6 et 7, permet de tracer *une seule parastique qui unit tous les segments* : 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. On dit que *la parastique est sénestre* parce qu'elle s'enroule de la droite vers la gauche. Cette ligne parastique unique correspond au tracé de la spirale génératrice.

— *Le contact par chevauchement,* qui est établi entre 6 et 8, permet de tracer une parastique dextre, s'enroulant de la gauche vers la droite ; elle réunit 4, 6, 8, 10. Pour utiliser tous les segments, il est nécessaire de tracer une autre parastique avec 5, 7, 9, 11, où le même mode de chevauchement et le même sens d'enroulement dextre sont réalisés. En considérant *le contact par chevauchement dextre, on est donc conduit à tracer 2 parastiques.*

— Enfin, *le contact par chevauchement sénestre* sur une ligne très redressée fait construire *3 parastiques.* L'une avec 3, 6, 9, l'autre avec 4, 7, 10, et la troisième avec 5, 8, 11.

Ainsi, trois systèmes de parastiques peuvent être tracés sur cette tige, avec soit *une,* soit *deux,* soit *trois* parastiques. *Les contacts parastiques sont du type 1.2.3.*

Toutes les tiges observées présentaient des contacts de type 1.2.3. La parastique unique peut être dextre ou sénestre, les 2 parastiques s'enroulent alors en sens inverse de la ligne parastique unique, et les 3 parastiques sont presque redressées en orthostiques. Aucune anomalie n'a été rencontrée dans la partie végétative de la pousse. Le mode de contact qui est réalisé sur la ligne parastique unique peut aller de la juxtaposition à un chevauchement plus ou moins grand. La figure 7, II montre un léger che-

vauchement entre 5, 6 et 7 ; la figure 7, IV montre qu'à la base de la tige, 1, 2 et 3 sont en contact par juxtaposition, puis un élargissement des segments établit un chevauchement assez important dans la partie moyenne de la tige, entre 3, 4, 5, 6 jusqu'à 10.

La stabilité et la régularité des contacts parastiques caractérisent donc la phase proprement végétative, que l'axe forme des écailles ou des feuilles. Sur les figures, les écailles et les premières feuilles ne sont pas représentées, leur disposition précédant régulièrement celles des feuilles dessinées.

Au moment de la phase préflorale, juste avant l'inflorescence, *les segments des feuilles préflorales deviennent plus étroits et l'écartement* (ou intersegment) *de deux feuilles successives reste stable ou bien diminue.* Ces perturbations peuvent amener la rupture des contacts d'ordre 1. Ainsi, sur la figure 7, I, les segments des feuilles préflorales (soulignés d'un trait) sont moins larges que les segments des feuilles proprement dites, mais leur écartement diminue en même temps : 9 et 10, 10 et 11 sont plus rapprochés. Ainsi, par ce phénomène, la ligne parastique unique peut être tracée jusqu'à la dernière feuille préflorale numérotée 11.

Sur les figures 7, II et III, par contre, les segments devenant plus étroits (8, 9 et 10 de la fig. II, et 10, 11 et 12 de la fig. III), mais l'écartement des feuilles gardant approximativement la même valeur, font que la ligne parastique unique ne peut plus être suivie. *Il y a rupture de contact au niveau des deux dernières feuilles préflorales* (entre 9 et 10 sur la fig. II) *ou, déjà, au niveau des deux premières* (entre 10 et 11 sur la fig. III et ensuite entre 11 et 12).

D. — Description phyllotaxique de l'inflorescence terminale

Dans l'inflorescence terminale, les contacts parastiques sont toujours d'ordre plus élevé que dans la partie végétative.

On rencontre des contacts parastiques de type 2.3.5 : 2 parastiques s'enroulent dans un sens sénestre ou dans un sens dextre suivant les échantillons ; 3 parastiques s'enroulent dans le sens non utilisé pour le tracé précédent et 5 parastiques sont redressées.

On rencontre aussi des contacts parastiques de type 3.5.8 et de type 5.8.13. Un système supérieur à 5.8.13 n'a jamais été observé dans les inflorescences normales.

Les figures présentées correspondent à différentes inflorescences ; elles ont été choisies parmi de nombreux cas afin d'illustrer la phyllotaxie caractéristique de la pousse d'Aigremoine provenant d'un rhizome.

1° *Modalités du comportement de l'inflorescence*

Exemple caractéristique

L'étude des contacts parastiques de bas en haut sur une inflorescence, c'est-à-dire depuis la première bractée jusqu'à la dernière formée par l'apex, montre que le nombre le plus élevé du système de parastiques augmente pendant un certain temps, atteint un maximum, puis diminue progressivement jusqu'au niveau de la dernière bractée précédant la formation de la fleur terminale.

C'est ainsi que les contacts parastiques de type 2.3.5, à la base, passent au type 3.5.8, puis au type 5.8.13 ; le maximum se trouve alors atteint. Après cette *période d'augmentation* du nombre de lignes parastiques, il se produit une *période de diminution*. De 5.8.13, les contacts reviennent à 3.5.8, puis à 2.3.5, et enfin, ils sont de type 1.2.3 au moment où l'inflorescence s'épuise.

Ce comportement graduel et progressif est le plus complet que nous ayions observé. Il est assez rare. Très souvent, il se produit des variations dans les modes de passage d'un système à un autre, mais ces variations s'incorporent toujours dans *le même mode de fonctionnement qui se traduit par une augmentation, suivie d'une diminution dans les numéros d'ordre des systèmes de parastiques.*

Variations et généralisation

a) Période d'augmentation.

— Le système 1.2.3, observé pendant la période végétative, se maintient quelquefois au-delà de la dernière feuille préflorale jusqu'à la première bractée de l'inflorescence, plus rarement jusqu'à la seconde.

— Les contacts 2.3.5 peuvent ne pas exister ; on passe alors directement du système 1.2.3 au système 3.5.8. Mais, le plus souvent, le système 2.3.5. s'amorce sans se stabiliser ; entre les deux systèmes d'ordre inférieur et supérieur, on remarque, en effet, une zone de passage où le placement des feuilles, hésitant, ne permet pas de tracer complètement le mode 2.3.5.

— Le système 3.5.8 est presque toujours présent sur les inflorescences terminales. C'est celui qui dure le plus longtemps. *Ce mode de répartition des bractées semble correspondre à une période de stabilité et d'équilibre dans le fonctionnement de l'inflorescence de l'Aigremoine.*

— Le système d'ordre supérieur 5.8.13 n'est réalisé que sur des pieds particulièrement vigoureux, au moment où l'inflorescence est le plus large.

Cependant, assez souvent, on observe un essai de passage à 5.8.13 ; de part et d'autre de cette zone, les contacts 3.5.8 sont réguliers et identiques.

b) Période de diminution.

La rétrogradation des systèmes de contacts parastiques se fait régulièrement de 5.8.13 à 3.5.8, qui se stabilise, puis de 3.5.8 à 2.3.5, et ce système peut être conservé jusqu'à la fin. Souvent, avant que l'axe ne s'épuise, on passe au système 1.2.3.

Les observations mettent en évidence que *la période de diminution est plus régulière que la période d'augmentation.*

2° *Passage d'un système de contacts parastiques à un autre système*

a) Période d'augmentation

— *Passage du système de parastiques 1.2.3 aux systèmes 2.3.5 et 3.5.8.*

La surface développée, figure 8, I, servira d'exemple. Les segments numérotés jusqu'à 3 sont ceux des feuilles, de 4 à 6, ceux des feuilles préflorales, et au-dessus, ceux des bractées.

A la base, les contacts sont de type 1.2.3 ; au sommet, ils sont de type 3.5.8. Dans la région moyenne, les contacts 2.3.5 existent, mais ils ne sont ni parfaits, ni stables. Donc, sur un nombre restreint de segments, il y a eu suppression des contacts d'ordre 1 et d'ordre 2 et apparition des contacts d'ordre 5 et d'ordre 8.

1. — *Disparition des contacts d'ordre 1.*

Les segments 1, 2, 3, 4, tracent, à la base, une ligne parastique. Puis 4 et 5 conservant le même écartement, mais devenus plus étroits, ne sont plus jointifs ; une queue de segment appartenant à 7 occupe l'espace ainsi créé. Donc au niveau de 4 s'interrompt la parastique d'ordre 1.

2. — *Disparition des contacts d'ordre 2.*

Les deux parastiques tracées avec 1, 3, 5, 7 d'une part, et 2, 4, 6, 8 d'autre part, ne se poursuivent pas au-delà. Avec la diminution de largeur des segments, le chevauchement passe progressivement à la juxtaposition sur 1, 3, 5, 7, et un segment numéroté 12 s'intercale entre 7 et 9. Sur l'autre parastique, le même phénomène se produit, et cette ligne est interrompue par le segment 13, entre 8 et 10.

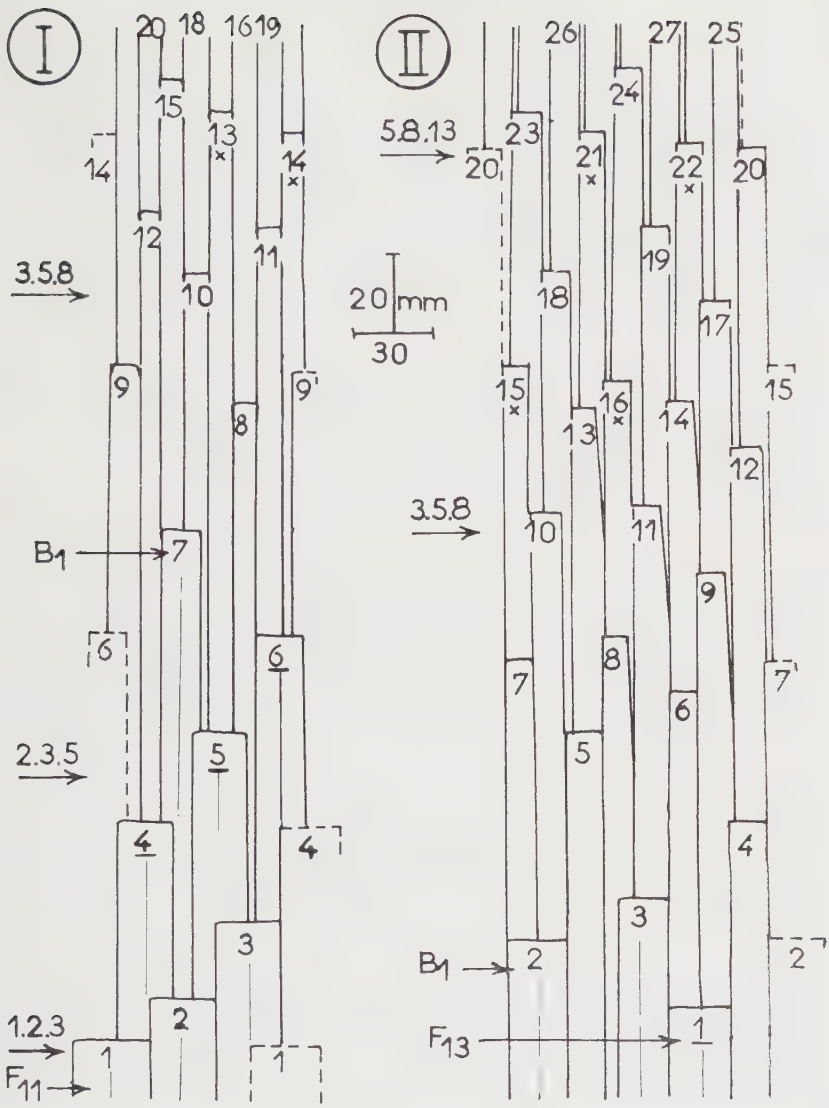


Fig. 8. — Phyllotaxie de l'inflorescence.

I. — *Passage du système de parastiques* 1.2.3 (partie végétative) *au système* 2.3.5 et 3.5.8. Le segment 1 est celui de la 11ᵉ feuille (F_{11}) et le segment 7 celui de la première bractée (B_1).

II. — *Passage du système* 3.5.8 *au système* 5.8.13. Le segment 1 est celui de la 13ᵉ feuille, et le segment 2, celui de la première bractée.

Les deux premières bractées (2 et 3) possèdent encore trois faisceaux nets. Les segments marqués d'une croix sont ceux qui sont en métatopie.

Ainsi nous voyons disparaître la ligne parastique d'ordre 1 du système 1.2.3 ; de plus, les deux parastiques, existant dans les contacts de type 1.2.3 et 2.3.5, disparaissent de même. Mais, pour passer au système 3.5.8, il doit se créer des contacts nouveaux d'ordre 5 et d'ordre 8. Le passage d'un système à un autre apparaît en examinant le nombre de contacts réalisé par chaque segment ; ainsi, certains segments présentent non plus *trois*. mais *quatre contacts* parastiques, et c'est donc à leur niveau que le passage devient évident. Ce sont les segments 2, 3, 4, 5 et 6.

3. — *Apparition des contacts d'ordre 5.*

Superposé à 2, le segment 7 établit un contact d'ordre 5 ; superposé à 3, le segment 8 établit aussi un contact d'ordre 5. Ces nouveaux contacts représentent les deux parastiques redressées supplémentaires, et c'est dans cette région que s'arrête la ligne parastique 1 entre les segments 4 et 5. Ainsi, on passe du système 1.2.3 au système 2.3.5.

4. — *Apparition des contacts d'ordre 8.*

Les segments 4, 5 et 6 manifestent, comme quatrième contact, celui d'ordre 8 (12 superposé à 4, 13 superposé à 5, et 14 superposé à 6). Les contacts d'ordre 3 et 5 se maintiennent, alors que les contacts d'ordre 2 disparaissent entre 7 et 9, et entre 8 et 10. Ainsi, avec la naissance de trois parastiques supplémentaires, on passe du système 2.3.5 au système 3.5.8.

C'est donc entre les segments 3 et 8, c'est-à-dire *sur 5 segments, que se réalise progressivement le passage à un système d'ordre plus élevé. Morphologiquement, le passage se manifeste par une diminution de la largeur des segments.*

— *Passage du système de parastiques 3.5.8 au système 5.8.13.*

Dans cette évolution (fig. 8, II), trois parastiques vont disparaître et cinq nouveaux contacts vont être créés.

1. — *Disparition des contacts d'ordre 3.*

Sur la parastique commencée en 2, les segments 2, 5, 8 sont juxtaposés. Puis 8 et 11 sont séparés à leur partie supérieure, mais ils sont contigus à leur partie inférieure ; il en est de même entre 11 et 14, puis entre 14 et 17. Enfin, 17 et 20 ne sont plus en contact : ils sont séparés par la queue du segment 25.

Pour la parastique tracée sur 3, 6, 9, une interruption se manifeste

à la partie supérieure des segments, entre 9 et 12 ; 12 et 15 sont séparés par la queue du segment 20.

Enfin la troisième parastique, que l'on suit sur 4, 7, 10, s'interrompt complètement entre 10 et 13. Puis 13 et 16 sont encore jointifs à leur base et les segments suivants comptés de 3 en 3 sont séparés par la queue du segment d'une bractée plus élevée.

L'examen de cette inflorescence montre le caractère particulier de la rupture des contacts. *Le passage au système 5.8.13 se fait de façon progressive* ; un écartement se manifeste dans la partie supérieure des segments, les bases étant jointives.

2. — *Apparition des contacts d'ordre 13.*

Au niveau des segments 5, 7, 11, 13 et 14, un contact parastique supplémentaire d'ordre 13 (18 superposé à 5, 20 superposé à 7, 24 à 11, 26 à 13, 27 à 14) met en évidence les 5 parastiques nouvelles nécessaires à l'établissement du système 5.8.13.

Ceci est un exemple où les contacts 3.5.8 sont brièvement et imparfaitement réalisés. Rappelons que, en règle générale, c'est le système qui se maintient le plus longtemps. Mais ce cas a été choisi parce qu'il met en évidence la rapidité avec laquelle des contacts d'ordre élevé tendent à s'établir dès le début de l'inflorescence, après une phase végétative où les contacts 1.2.3 sont réguliers. Il faut 15 bractées avant que le système soit complètement établi.

La largeur des segments diminue de 1 à 8 et garde alors sensiblement la même valeur. Le périmètre de l'axe reste constant à ce niveau, ainsi que l'écart entre deux segments successifs (1).

— *Essai de passage au système 5.8.13.*

C'est un cas assez fréquemment rencontré. L'exemple (fig. 9, I) montre un essai de passage au système 5.8.13 entre deux régions où le système 3.5.8 est régulièrement établi avec les mêmes modes de contact. Ainsi les 3 parastiques qui sont tracées à la base (1, 4, 7... ; 2, 5, 8... ; 3, 6, 9...) tendent à s'arrêter par une rupture de contact, plus ou moins complètement réalisée, sur un certain nombre de segments. Puis ce phénomène disparaît et de nouveau on peut reprendre le tracé des 3 parastiques.

(1) Au cours de cette étude, des mesures précises du périmètre de l'axe, de la largeur des segments et de leur écart, ne sont pas données. En effet, elles présentent des variations importantes d'un échantillon à l'autre, et il eut été nécessaire, pour avoir des chiffres rigoureux, d'établir une moyenne à la suite de statistiques.

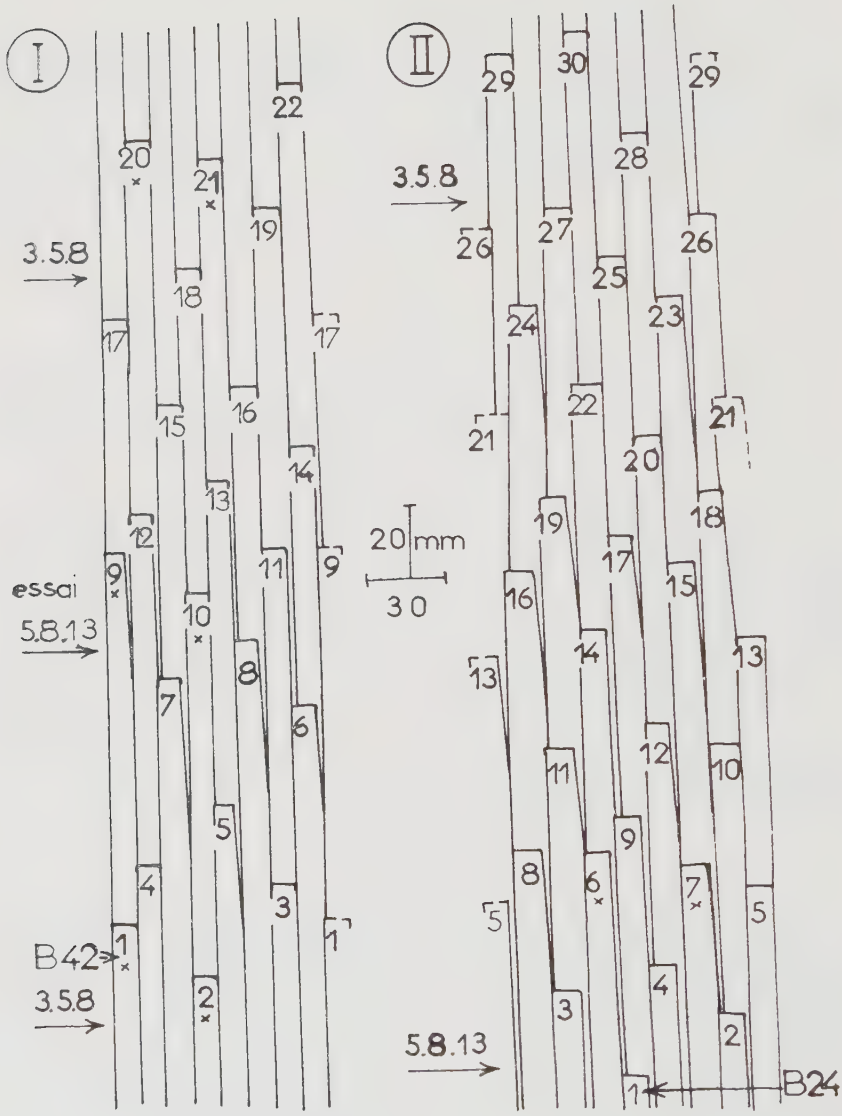


Fig. 9. — Phyllotaxie de l'inflorescence.

I. — A partir du système 3.5.8, essai de passage non réalisé, au système 5.8.13. (segment 1 = 42e bractée).

II. — Passage du système 5.8.13 au système 3.5.8 (segment 1 = 24e bractée).

b) Période de diminution

— *Passage du système de parastiques 5.8.13 au système 3.5.8.*

Les 3 parastiques dextres existant dans la partie supérieure de la figure 9, II, ne peuvent être tracées dans la partie inférieure. En suivant, depuis le bas, les segments numérotés de 3 en 3, par exemple 1, 4, 7, 10... on constate *un rapprochement progressif* : 10 et 13 sont contigus, mais 13 et 16 non jointifs à leur partie supérieure, le sont à leur base. On retrouve un aspect identique à celui observé au cours de la période d'augmentation, lors du passage du système 3.5.8 au système 5.8.13. Les segments reprennent contact par la base comme ils avaient perdu contact par le sommet. Au-dessus, toujours sur la même parastique, la même tentative de rapprochement se produit entre 16 et 19, entre 19 et 22 ; puis 22 et 25 sont contigus par juxtaposition. Les contacts d'ordre 3 sont ainsi établis et, en conséquence, les contacts d'ordre 13 ont disparu.

Les 2 autres parastiques nécessaires à l'établissement du système 3.5.8 sont créées par le même processus de rapprochement progressif des segments.

Dans cet exemple, *la largeur des segments n'est pas modifiée, mais le périmètre de l'axe diminue ainsi que l'écart entre deux segments successifs.*

— *Passage du système de parastiques 3.5.8 au système 2.3.5.*

Sur l'exemple choisi (fig. 10, I), le retour à un type de contacts 2.3.5 à partir du type 3.5.8 se fait, de même que précédemment, de façon *progressive.* Deux parastiques unissant les segments de 2 en 2 vont pouvoir être tracées. Ainsi, en partant du bas, les segments de numéros pairs se rapprochent peu à peu et la contiguïté s'établit *directement* par juxtaposition. Il en est de même pour la ligne tracée sur les segments impairs. Il n'y a pas, lors du passage du système 3.5.8 au système 2.3.5, cet aspect particulier des contacts sur une partie seulement des segments voisins. De même celui-ci n'existait pas dans la période d'augmentation correspondante.

Les segments 11, 12 et 13, situés à la fin de la zone de passage, ne présentent *de contacts qu'avec 2 segments supérieurs* et non plus trois. C'est à leur niveau que disparaissent les contacts d'ordre 8 du système 3.5.8, mais, comme nous l'avons vu, cette manifestation était préparée depuis plusieurs segments.

De plus, vers le haut du schéma, les contacts d'ordre 1 tendent à s'établir. En effet, la juxtaposition des segments dans le sens dextre passe peu à peu à un chevauchement qui tend à rapprocher les bractées successives.

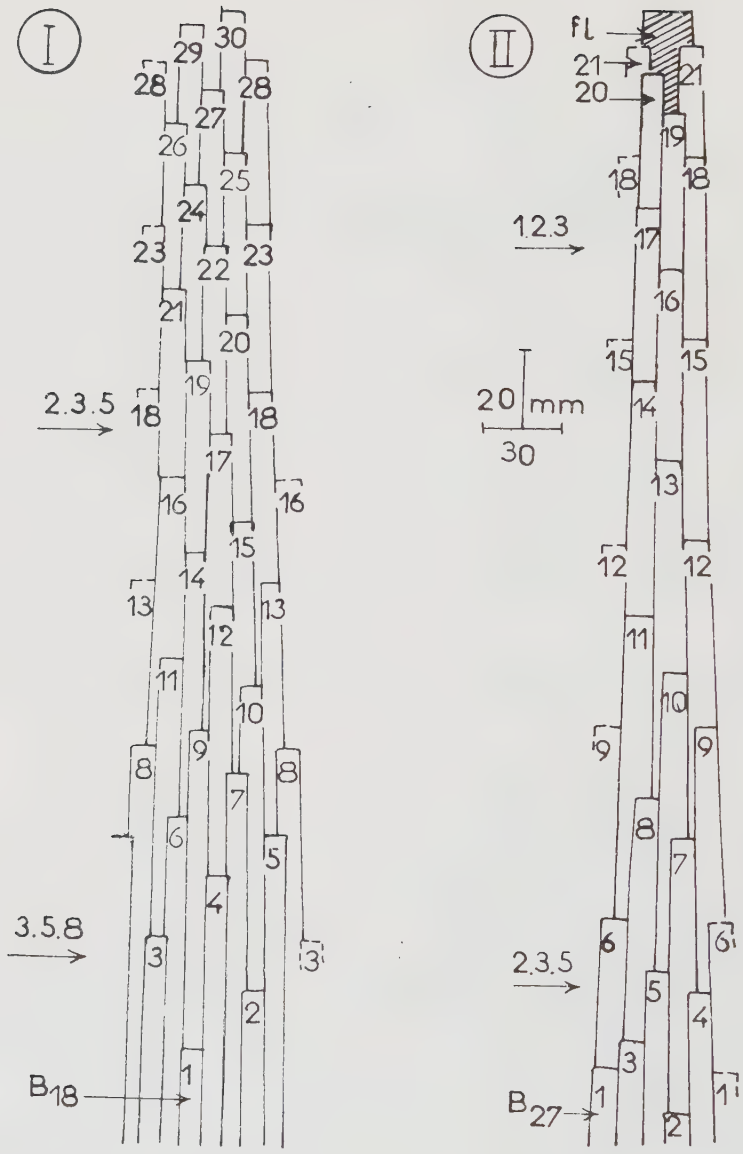


Fig. 10. — Phyllotaxie de l'inflorescence.

I. — Passage du système 3.5.8 au système 2.3.5 qui termine l'inflorescence (segment 1 = 18e bractée).

II. — Passage du système 2.3.5 au système 1.2.3 (segment 1 = 27e bractée ; fl., fleur terminale).

Mais, sur cet exemple, le phénomène n'aboutit pas et l'axe se termine par des contacts de type 2.3.5.

La largeur des segments garde sensiblement la même valeur, tandis que *le périmètre de l'axe et l'écart de deux segments successifs diminuent de façon notable.*

— *Passage du système 2.3.5 au système 1.2.3.*

Le système 1.2.3 que nous avons vu s'amorcer sur l'exemple précédent est le système qui termine fréquemment les inflorescences. C'est au niveau des segments 9 et 10 (fig. 10, II), ne présentant que *deux contacts parastiques,* que le changement devient probant. Mais, encore une fois, la disparition des contacts d'ordre 5 se préparait depuis plusieurs bractées par un rapprochement progressif de leurs segments.

Dans la partie terminale de l'inflorescence, le *périmètre et l'écart de deux bractées diminuent de façon importante* ; on note aussi une *légère diminution dans la largeur des segments.*

— *Résumé.*

1° La transition de la phase végétative à l'inflorescence se fait de manière assez rapide. Pour aller du système 1.2.3 au système 5.8.13, le *nombre de segments intéressés est faible.* Pendant la période de diminution, la zone de passage s'étend, au contraire, sur *un assez grand nombre de segments.*

2° Dans l'*inflorescence terminale* de l'Aigremoine, *le système 3.5.8 est,* en règle générale, *le mode de contact caractéristique.* Ce sont les inflorescences les plus vigoureuses qui présentent le type de contact 5.8.13.

3° *Les variations phyllotaxiques sont progressives et elles s'inscrivent toujours dans une même série : « la série principale ».*

Remarques.

Si les modalités de passage sont progressives en ce qui concerne l'écartement des segments, les insertions ne sont pas toujours régulièrement échelonnées le long de l'axe. Les « *métatopies* », c'est-à-dire l'inversion dans la position en hauteur de deux insertions successives, *sont extrêmement fréquentes dans l'inflorescence,* alors qu'aucune n'a jamais été rencontrée pendant la phase végétative. Nous n'en avons pas tenu compte dans les descriptions précédentes, car elles n'entravent en rien les modes de contacts parastiques.

Il est à remarquer aussi que les entre-nœuds sont, assez souvent, courts et irréguliers au moment du passage d'un système à un autre. Il en est de même dans les régions où les systèmes de parastiques sont d'ordre élevé, surtout pour le système 5.8.13, tandis que dans la région terminale de l'inflorescence, les bractées sont régulièrement échelonnées.

Théorie des hélices foliaires multiples.

Les contacts utilisés dans la description en lignes parastiques correspondent aux valeurs de contiguïté qui définissent les hélices foliaires. Ainsi, les systèmes de parastiques traduisent le nombre possible d'hélices foliaires, et les variations observées peuvent être interprétées comme suit :

1, 2 ou 3 hélices foliaires pendant toute la phase végétative.

2, 3 ou 5 hélices pendant la phase préflorale et le début de l'inflorescence.

3, 5 ou 8 hélices (qui devraient être nommées « hélices bractéales ») pendant la période de stabilité de l'inflorescence.

5, 8 ou 13 hélices sur les inflorescences vigoureuses.

Ensuite 3, 5 ou 8, puis 2, 3 ou 5, et 1, 2 ou 3 hélices durant la période d'épuisement.

Parmi ces possibilités, il est nécessaire de faire un choix. La « théorie des centres générateurs », qui est l'explication fonctionnelle des faits morphologiques, impose un nombre déterminé de centres induisant la formation des feuilles.

Si l'on considère le développement complet d'une pousse d'Aigremoine en tige florifère, on doit admettre que le même apex fournit un axe dont le système de parastiques est du type 1.2.3 au début ; il devient de type 5.8.13, puis revient au type 1.2.3. Il n'y a aucun nombre commun. On est donc obligé de faire intervenir une augmentation du nombre des hélices, suivie d'une diminution, c'est-à-dire une augmentation, puis une diminution du nombre des centres générateurs.

Les auteurs considèrent généralement *l'apparition et la disparition d'un centre générateur comme un phénomène soudain,* qui se traduit sur la tige soit par un segment, subitement, anormalement large, soit par l'écartement ou le rapprochement important de deux segments voisins.

Dans les cas observés, nous avons insisté sur le *caractère progressif des variations,* et il ne semblerait donc pas possible de faire intervenir une variation du nombre des centres générateurs.

Cependant, Loiseau (1950) admet, lors du passage de 2 à 3 hélices sur la Capucine, que le dédoublement d'un centre générateur, ou l'apparition d'un centre générateur nouveau, puisse se produire sans qu'apparaisse *aucune réaction morphologique.*

Camefort (1956), dans ses études phyllotaxiques sur les Gymnospermes, n'admet pas qu'une variation progressive soit liée à un changement dans le nombre des centres générateurs. Il observe les deux types de variations : variations phyllotaxiques soudaines et variations phyllotaxiques progressives. Il écrit : « La séparation des variations progressives et des variations soudaines permet d'opposer nettement deux comportements

bien distincts du point végétatif, lors des variations phyllotaxiques. Dans le cas des variations progressives, il s'agit à nos yeux de remaniements de la disposition foliaire à l'intérieur d'un système phyllotaxique fondamental qui n'a pas été modifié. Au contraire, les variations soudaines, avec leurs fréquents accidents foliaires, traduisent des changements radicaux dans le système fondamental. » Pour cet auteur, les systèmes fondamentaux sont définis par le nombre des centres générateurs. Il admet les centres générateurs sans admettre les hélices foliaires définies par leur contiguïté. La rupture de contiguïté amenée par un élargissement de l'apex ne serait qu'un stade ultérieur suivant la juxtaposition, lorsqu'on assiste à la progression : superposition, devenant un chevauchement de moins en moins important et passant peu à peu à la juxtaposition.

Le cas de l'Aigremoine, mode alterne, série 1, 2, 3, 5, 8... ferait partie du système fondamental à deux centres générateurs.

Influencée par la ressemblance des variations progressives que Camefort a observées et celles que montre un pied d'Aigremoine, nous nous sommes attachée à rechercher, au niveau du méristème apical, des données supplémentaires, nécessaires à la compréhension du mode de répartition des segments.

E. — Indications phyllotaxiques données par l'observation de coupes dans le méristème apical

1° Variation de taille de l'apex

Sur les coupes transversales (fig. 11), on constate *les variations importantes que subit la taille du méristème apical au cours du développement.* Le diamètre du point végétatif, dessiné en I, mesure environ 40 μ ; celui d'un autre échantillon au moment du passage à l'inflorescence, en II, est de 190 μ. Lorsqu'une inflorescence est au stade moyen de son fonctionnement, en III, le diamètre est alors de 220 μ et il est de 100 μ vers la fin de l'ontogénèse inflorescentielle, en IV.

A un méristème élargi correspondent des systèmes de parastiques d'ordre élevé, et inversement à un méristème étroit correspondent des systèmes de parastiques d'ordre inférieur.

2° Etude de la contiguïté

a) *Point végétatif.*

Les contacts parastiques étant, à ce moment, du type 1.2.3, on peut tracer soit 1, soit 2, soit 3 hélices foliaires.

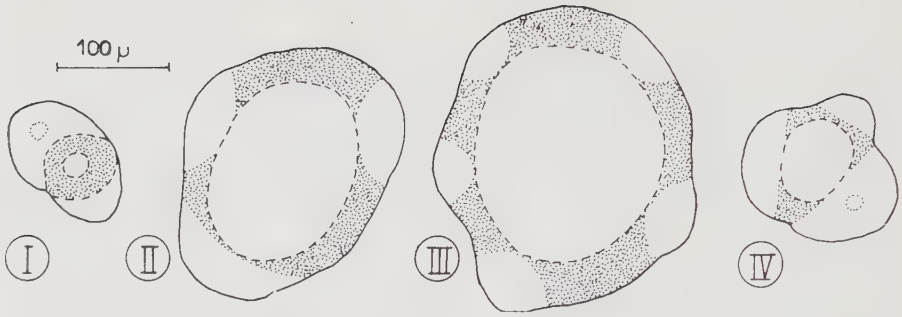


Fig. 11. — Coupes transversales dans le méristème apical aux différents stades du fonctionnement.

I. — *Point végétatif* : 2 feuilles s'insèrent au niveau de l'anneau initial.

II. — *Passage à l'inflorescence* : 3 feuilles au niveau de l'anneau initial.

III. — *Inflorescence* : 5 bractées.

IV. — *Inflorescence en fin de fonctionnement* : 3 bractées.

L'anneau initial a été ponctué. Il garde approximativement la même épaisseur au cours des variations de taille. Le diamètre du méristème médullaire augmente puis diminue dans d'importantes proportions.

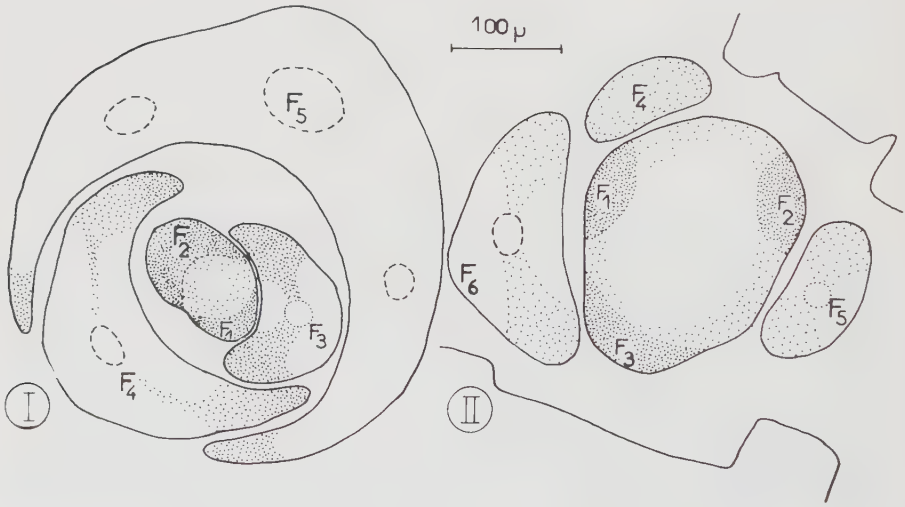


Fig. 12. — Coupes transversales dans le méristème apical.

I. — *Point végétatif*. F_1 et F_2 ne sont pas en contiguïté. Les contacts parastiques seront du type 1.2.3 sur la tige adulte.

II. — *Passage à l'inflorescence*. F_1 et F_3 ne sont pas contiguës. Les contacts parastiques seront du type 2.3.5.

Le très jeune primordium F_1 (fig. 12, I), à son insertion, est séparé du primordium F_2, plus avancé, de chaque côté, par une zone moins méristématique. Il n'y a donc pas de « continuité méristématique » entre les feuilles F_1 et F_2 à l'origine et on doit ainsi éliminer le tracé d'une seule hélice foliaire.

Au contraire, l'ébauche F_3 est très proche du primordium F_1 et en contact direct avec lui. F_3 et F_1 seraient les deux dernières feuilles d'une hélice. L'autre hélice, après F_4, aurait formé le primordium F_2.

La possibilité de trois hélices foliaires fait supposer que le centre générateur qui a formé F_1 est celui qui a formé F_4. F_4 et F_1 sont en effet en contiguïté, mais F_4 est déjà assez éloignée du sommet et dans un état de différenciation avancée ; un laps de temps important sépare les moments d'initiation de ces deux feuilles, faisant douter qu'elles proviennent l'une et l'autre du même centre générateur.

Ainsi, le processus le plus simple fait intervenir *2 centres générateurs* et, en accord avec les travaux effectués chez les Dicotylédones, il semble préférable de supposer la présence de *2 hélices foliaires dans le point végétatif.*

b) *Passage à l'inflorescence.*

Les contacts parastiques sont du type 2.3.5. Il y aurait 2, 3 ou 5 hélices foliaires. A l'initiation (fig. 12, II), les feuilles F_1 et F_3 ne sont pas contiguës, alors que leur croissance les amène en contact sur la tige. L'examen de la coupe transversale oblige à supprimer la possibilité de 2 hélices foliaires.

La contiguïté de F_4 et F_1, de F_5 et F_2, de F_6 et F_3, permet, au contraire, de supposer le fonctionnement de 3 centres générateurs répartissant les feuilles sur 3 hélices.

Les 5 hélices sont aussi à envisager si l'on considère la contiguïté, mais l'éloignement en hauteur de F_6 et de F_1, et la croissance très avancée de l'ébauche F_6 par rapport au très jeune primordium F_1, rendent peu probable leur origine commune à partir d'un seul centre générateur.

Dans cet exemple, *le choix de 3 hélices foliaires paraît être le plus satisfaisant.*

Il est à remarquer, cependant, que dans le point végétatif de l'Aigremoine, au niveau de l'anneau initial, il n'y a que *deux primordiums* en croissance (F_2 et F_1), tandis qu'au moment du passage à l'inflorescence, il y en a *trois* (F_3, F_2 et F_1). *Et l'on peut se demander si le nombre des feuilles en croissance au niveau de l'anneau initial n'est pas une indication du nombre des centres générateurs.*

c) *Méristème de l'inflorescence.*

Il est presque impossible, sur une coupe transversale pratiquée dans l'apex d'une inflorescence, de désigner les bractées suivant leur âge respectif. Les phénomènes d'organogénèse sont si rapides que deux bractées, entre lesquelles n'existent pas de différences morphologiques appréciables, peuvent cependant être successives dans le temps.

L'analyse des coupes transversales montre cinq foyers d'initiation presque simultanés. Les fig. 13, I, II et III, sont respectivement distantes de 5 μ. La fig. I montre l'initiation de la bractée la plus récente, la fig. II, celle de la deuxième bractée, et sur la fig. III nous avons l'indication de l'initiation des trois autres (l'inflorescence a été prélevée au « stade moyen » de son fonctionnement).

De plus, si l'on étudie les coupes sous-jacentes, où les bractées sont des primordiums de plus en plus âgés, et si l'on superpose les contours des

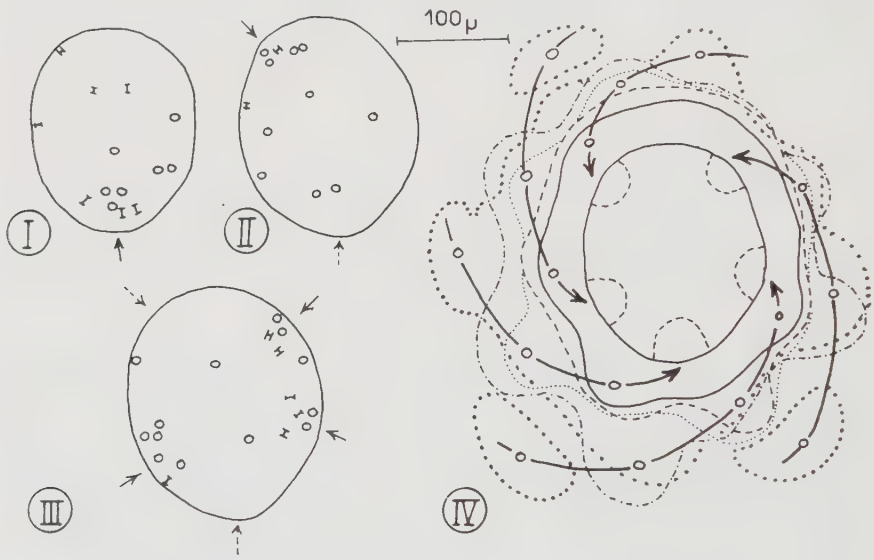


Fig. 13. — Coupes transversales dans le méristème apical de l'inflorescence.

I à III. — Relevés de mitoses sur des coupes situées à 20, 25 et 30 μ du sommet. I, montre le premier initium formé. II, montre un deuxième initium. III, permet de localiser trois autres initiums.

Cinq initiums sont donc décelables dans l'anneau initial d'une inflorescence sur une hauteur de 10 μ.

IV. — Les contours des coupes d'un même échantillon montrant les primordiums et les ébauches de bractées successives ont été superposés pour mettre en évidence la contiguïté sur cinq hélices.

coupes successives (fig. 13, IV), on peut suivre, en considérant leur contiguïté, *5 hélices bractéales aboutissant aux 5 initiums.*

La présence de ces 5 foyers d'initiation au niveau de l'anneau initial évoque l'intervention de 5 centres générateurs.

— *Remarque.*

Il est intéressant de rappeler ici les travaux de M. Champagnat (1950-51) sur le mode de développement particulier des pieds de *Linaria striata.* Cette plante possède différents types de rameaux et l'auteur remarque qu'un nombre d'hélices inférieur à cinq correspond à une vie uniquement végétative du rameau, tandis qu'un nombre d'hélices égal ou supérieur à cinq correspond à un rameau florifère.

Ainsi, il pourrait y avoir une relation entre la présence de cinq centres générateurs et les phénomènes de floraison chez certaines plantes. Hadj-Moustapha (1956) décrit cinq hélices dans la phase moyenne de l'inflorescence de *Cleome spinosa,* et Bersillon (1958 b) cinq hélices aussi dans l'inflorescence du *Reseda lutea.*

Conclusions et Discussion

Nous allons envisager successivement l'hypothèse d'un nombre fixe de centres générateurs au cours du développement annuel, et l'hypothèse d'une variation possible de ce nombre.

1° — *Deux centres générateurs distribuent les feuilles et les bractées au cours du développement.*

a. — Les faits suivants viennent à l'appui de cette hypothèse :

— La présence de 2 centres générateurs est en accord avec le *caractère progressif* des variations phyllotaxiques.

— L'angle de divergence se maintient constant puisque l'on reste dans la série principale. Ainsi, les deux centres générateurs ont *des lieux d'action équivalents,* quelle que soit la taille du méristème.

— L'absence de changement dans le nombre des centres générateurs rend *uniforme le fonctionnement* au cours du développement annuel d'une pousse.

— L'organogénèse est rapide dans l'inflorescence, et c'est à ce moment que l'anneau initial est dilaté. On peut penser que *la plus grande surface de l'anneau initial* permet la naissance d'un plus grand nombre de bractées dans un temps relativement restreint sans devoir attendre les phénomènes

de régénération. Et ceci explique que l'on puisse rencontrer *3 et 5 foyers d'initiation* presque simultanés dans un méristème de grande taille.

— La terminaison de l'inflorescence fait retrouver le mode phyllotaxique de la phase végétative sans aucun bouleversement. *La diminution de taille du méristème en serait, seule, la cause.*

b. — Mais si cette hypothèse présente des qualités, elle oblige, nécessairement, à accepter certaines conditions :

— S'il n'y a que 2 centres générateurs, ou bien la théorie des hélices foliaires est en défaut, ou bien il faut élargir les principes qui la définissent. Ainsi, dans le cas d'une augmentation de la taille du méristème, *le stade limite de la juxtaposition peut être dépassé,* et la rupture de contiguïté observée entre deux segments, situés sur la même hélice, ne traduirait pas l'arrêt du fonctionnement de cette hélice.

— Lorsque le diamètre du méristème est étroit, un centre générateur provoque des initiations dans des territoires voisins. Mais lorsque l'apex augmente de taille dans des proportions aussi importantes que celles que nous avons rencontrées, il faut supposer qu'*un centre générateur puisse former deux bractées à des distances assez éloignées et, de plus, dans un temps restreint.*

2° — *Possibilité de 2, 3 et 5 centres générateurs.*

— L'hypothèse de *l'augmentation, puis de la diminution du nombre des centres générateurs,* au cours de l'ontogénèse inflorescentielle, satisfait *les lois de contiguïté sur les hélices,* qu'elles soient recherchées par la description phyllotaxique ou par l'observation de coupes transversales au niveau du méristème.

— *Le nombre des foyers d'organogénèse foliaire ou bractéale,* observé au niveau de l'anneau initial, est en accord avec *le nombre des centres générateurs.*

— Mais alors, où situer le passage sur la tige ? Comment déterminer, étant donné *l'aspect graduel des variations observées,* le moment de l'apparition d'un centre générateur et le moment de sa disparition ? *Les segments présentant anormalement 4 ou 2 contacts parastiques ne sont que l'aboutissement de l'essai d'une variation.* Ils ne représentent pas la manifestation du passage à un système d'ordre plus élevé ou à un système d'ordre moins élevé, car, nous l'avons vu, ils sont précédés, sur la tige, par une zone où l'écartement ou bien le rapprochement progressif des segments annoncent une modification en cours. Cette modification est en accord avec l'augmentation ou la diminution de taille de l'anneau initial.

C'est sur ce point qu'il convient particulièrement d'insister. Il ne paraît pas impossible que l'anneau initial, présentant *une augmentation*

progressive de son périmètre, permette l'installation de centres générateurs nouveaux, sans que ceci se traduise *obligatoirement* par une *réaction morphologique soudaine.*

Il en est de même pour la disparition de centres générateurs, lorsque le périmètre de l'anneau initial diminue à la fin de l'inflorescence.

Ce sont les processus d'élongation qui étalent sur la tige les zones de passage. (Une inflorescence de 7 à 10 mm de haut a terminé son organogénèse, elle pourra atteindre et dépasser 50 cm).

Les moyens dont nous disposons ne permettent pas de résoudre ce problème. Il faudrait avoir recours à l'expérimentation, mais le matériel ne s'y prête pas. Les méristèmes sont trop petits ; il est impossible de localiser l'emplacement d'un initium permettant d'atteindre un centre générateur, par exemple. De plus, l'inflorescence se construit en quelques semaines, les variations phyllotaxiques sont importantes, et une inflorescence a déjà formé une fleur terminale alors qu'elle atteint à peine 1 cm de hauteur.

Cependant, il nous a été donné d'observer une inflorescence qui, par la disposition de ses bractées, permet de conclure à la présence de cinq centres générateurs dans la zone où les contacts parastiques sont le plus élevés.

Sur cette inflorescence, les contacts parastiques de type 3.5.8 à la base passent rapidement à des contacts de type 5.8.13. Ces contacts se maintiennent sur une quarantaine de bractées, donc, pendant un temps particulièrement long avant que s'établisse la période de diminution.

Une disposition spiralée normale répartit les cinquante premières bractées de l'inflorescence, puis, après une région de l'axe, haute d'environ 2 cm, sans aucune insertion, on rencontre *quatre groupes de cinq bractées.* Au niveau de chaque groupe, il peut y avoir des entre-nœuds nuls ou très faibles, de l'ordre de 0,5 à 1 mm, et les groupes successifs sont séparés par des hauteurs allant de 15 à 20 mm. Au-dessus du dernier groupe, de nouveau une portion d'axe nue sur 2 cm environ, et ensuite la phyllotaxie redevient spiralée pour une dizaine de bractées dont les contacts sont encore de type 5.8.13, avant d'entrer dans la période de diminution.

Il n'y a pas de verticilles parfaits, mais les entre-nœuds sont courts au niveau de chaque groupe, et ces groupes sont espacés de façon importante. De plus, ce phénomène se répète quatre fois. *Ces caractères font que la disposition ainsi établie évoque la présence de cinq centres générateurs. Il y aurait cinq centres générateurs dans une phyllotaxie où les contacts parastiques sont de type 5.8.13.*

II. — PLANTS PROVENANT DE GERMINATIONS

Des semences, provenant de la récolte de l'année, sont mises à germer à l'automne. Au printemps de l'année suivante, certaines donnent des pousses florifères. L'inflorescence terminale seule se développe ; elle ne dépasse pas une douzaine de centimètres et porte seulement de 8 à 20 fleurs axillaires et une fleur terminale.

L'étude phyllotaxique montre que les contacts parastiques de la phase végétative sont du type 1.2.3. Certaines inflorescences débutent avec des contacts 2.3.5, d'autres présentent encore les contacts 1.2.3 de la partie végétative. Au cours de la période d'augmentation, les contacts ne dépassent pas le type 2.3.5 ; *aucun échantillon ne présente les contacts 3.5.8.* La période de diminution fait que, dans tous les cas, les contacts 1.2.3 terminent l'inflorescence.

Une inflorescence possédant neuf fleurs présente des contacts 1.2.3 ; dans la partie moyenne, les contacts d'ordre 1 sont à peine rompus et, rapidement, ils deviennent, de nouveau, évidents. Sur un autre exemple, avec huit fleurs, les contacts 1.2.3 se maintiennent jusqu'à la fin.

Les variations phyllotaxiques s'effectuent de façon progressive. L'axe présente, de bas en haut, une diminution graduelle de son périmètre. Au moment du passage à l'inflorescence et au début de celle-ci, le phénomène le plus apparent sur l'axe est une *diminution de la largeur des segments.* A la fin, le retour aux contacts d'ordre 1, de la série 1.2.3, se manifeste sur l'axe par la diminution importante de son périmètre.

Le mode de contiguïté des segments rend possible le tracé de deux hélices foliaires et bractéales sur tous les pieds observés. La fleur terminale montre que les deux hélices, dextres ou sénestres, tracées sur les bractées, se continuent de manière indiscutable, et dans le même sens, au niveau des sépales. Des 5 sépales, 3 appartiennent à une hélice, 2 à l'autre.

En *conclusion,* les phénomènes de contiguïté permettant de tracer deux hélices qui peuvent êtres suivies depuis les cotylédons jusqu'aux sépales de la fleur terminale, le méristème apical possède donc, au plus, *deux centres générateurs.* Nous avons vu que les possibilités du méristème d'une pousse portée par le rhizome sont plus grandes : cinq centres générateurs peuvent être supposés dans l'inflorescence. Enfin, dans les fasciations qui vont être étudiées, ce nombre peut être plus élevé encore.

III. — LES ANOMALIES PHYLLOTAXIQUES DE L'INFLORESCENCE

Les anomalies phyllotaxiques rencontrées dans l'inflorescence de l'Aigremoine sont des « fasciations rubanées » et des « dissociations ».

Dans la *fasciation rubanée*, l'axe de l'inflorescence s'élargit peu à peu et s'aplatit, formant une sorte de ruban. La fasciation peut se terminer par une région incurvée obliquement où les bractées sont très nombreuses et serrées, ou bien l'anomalie se poursuit en donnant des *dissociations successives*.

La dissociation peut aussi apparaître après une région dont la fasciation est peu accentuée, ou même sans fasciation préliminaire.

Plantefol (1948) a bien mis en évidence la différence fondamentale qui existe entre la « dissociation », phénomène anormal produisant deux axes presque verticaux à la suite d'un axe unique, et la « ramification » qui fournit un axe orienté obliquement provenant du développement normal d'un bourgeon axillaire. La « dissociation » s'apparente à la « dichotomie », phénomène de croissance caractéristique de certaines plantes, par le fait que c'est le méristème terminal qui se scinde en deux méristèmes indépendants ; mais, dans la dissociation, les rameaux résultants ne sont pas obligatoirement équivalents et leur écartement n'est pas déterminé.

Sur les axes aberrants qui ont été observés, on constate la présence de *bractées anormales* qui ont l'aspect de « bractées-doubles ». L'insertion est plus large, le limbe est formé de deux lames principales, dentées ou non, qui peuvent être libres ou unies sur une plus ou moins grande

Fig. 14. — Bractées anormales.

A gauche, deux formes de bractées anormales à segments uniques (les nervures médianes sont rapprochées au niveau de l'insertion).

A droite, deux bractées anormales où les faisceaux écartés donnent deux segments accolés qui finissent par se rejoindre dans leur partie inférieure (non visible sur la figure).

hauteur (fig. 14). Si les nervures médianes de ces deux lames sont rapprochées au voisinage de l'insertion, le segment, élargi, est unique. Si les nervures, au contraire, sont écartées, que les deux limbes soient unis ou libres jusqu'à l'insertion, le segment est alors formé de deux cordons accolés dans la partie supérieure, ceux-ci finissant par se confondre dans la partie inférieure.

Deux bractées anormales, avec deux limbes complets entièrement libres, ne peuvent pas être assimilées à deux bractées normales situées côte à côte car, pour ces dernières, les segments sont indépendants jusqu'à la base.

De tels types d'anomalies foliaires ont souvent été décrits dans les traités de tératologie ou de phyllotaxie (Vuillemin, 1900 ; Blaringhem, 1907 ; Worsdell, 1915-1916). Ils sont l'objet d'interprétations diverses. En particulier, on les a longtemps considérés comme des phénomènes de soudure au niveau des feuilles.

White, en 1948, publie un mémoire sur la fasciation chez les végétaux. Ce travail, par la richesse des observations personnelles et par l'abondance des références bibliographiques, peut être considéré comme une excellente mise au point. Il signale les feuilles anormales sur les axes fasciés et les interprète comme des formations provenant de la croissance anormale d'un primordium.

Plantefol (1948) en donne une interprétation qui satisfait à la fois la phyllotaxie et l'ontogénie. Il considère que *ces feuilles illustrent soit le dédoublement d'un centre générateur, soit la soudure de deux centres générateurs.*

Enfin, des travaux plus récents (Astruc, 1949 ; Loiseau, 1950 ; Codaccioni, 1954 ; Camefort, 1956) montrent que, généralement, mais pas obligatoirement, les feuilles doubles sont en rapport avec des changements phyllotaxiques. Par contre, le phénomène de la fasciation n'est pas nécessairement lié à leur présence, puisque Boulanger (1949), chez deux Amarantacées, observe une augmentation importante du nombre des hélices foliaires sans les signaler.

Chez l'Aigremoine, dans la majorité des cas de fasciations, les hélices bractéales (c'est-à-dire le nombre minimum de lignes parastiques) augmentent d'une unité à chaque bractée-double. Une hélice supplémentaire est en contiguïté avec un des éléments de ce complexe bractéal ; elle s'ajoute au tracé qui précède. Ainsi, puisqu'il est indispensable de faire intervenir une hélice supplémentaire pour rencontrer toutes les bractées dans un tracé homogène, la présence de ces bractées anormales indique bien qu'à leur niveau un changement important est intervenu : *un centre générateur nouveau s'incorpore au fonctionnement de l'ensemble.*

Il arrive cependant, mais assez peu fréquemment, qu'une phyllotaxie de même type précède et suive une bractée-double. C'est vraisemblablement la tentative avortée du dédoublement d'un centre générateur, ou bien un phénomène analogue à celui signalé par Camefort : un centre générateur donne, coup sur coup, deux bractées.

A. — Description des fasciations

1° — Inflorescence avec fasciation rubanée et dissociations successives

Une inflorescence (fig. 15) de 63 cm de hauteur présente une fasciation rubanée qui s'étend sur 20 cm et atteint 0,9 cm de large avant de subir plusieurs dissociations successives.

a) *La phyllotaxie de toute la pousse végétative est normale.*

Elle présente des contacts parastiques de type 1.2.3 ; deux hélices foliaires peuvent y être tracées.

b) *A la base de l'inflorescence, la phase d'augmentation,* dans les numéros d'ordre des contacts parastiques, *se poursuit normalement de façon progressive.*

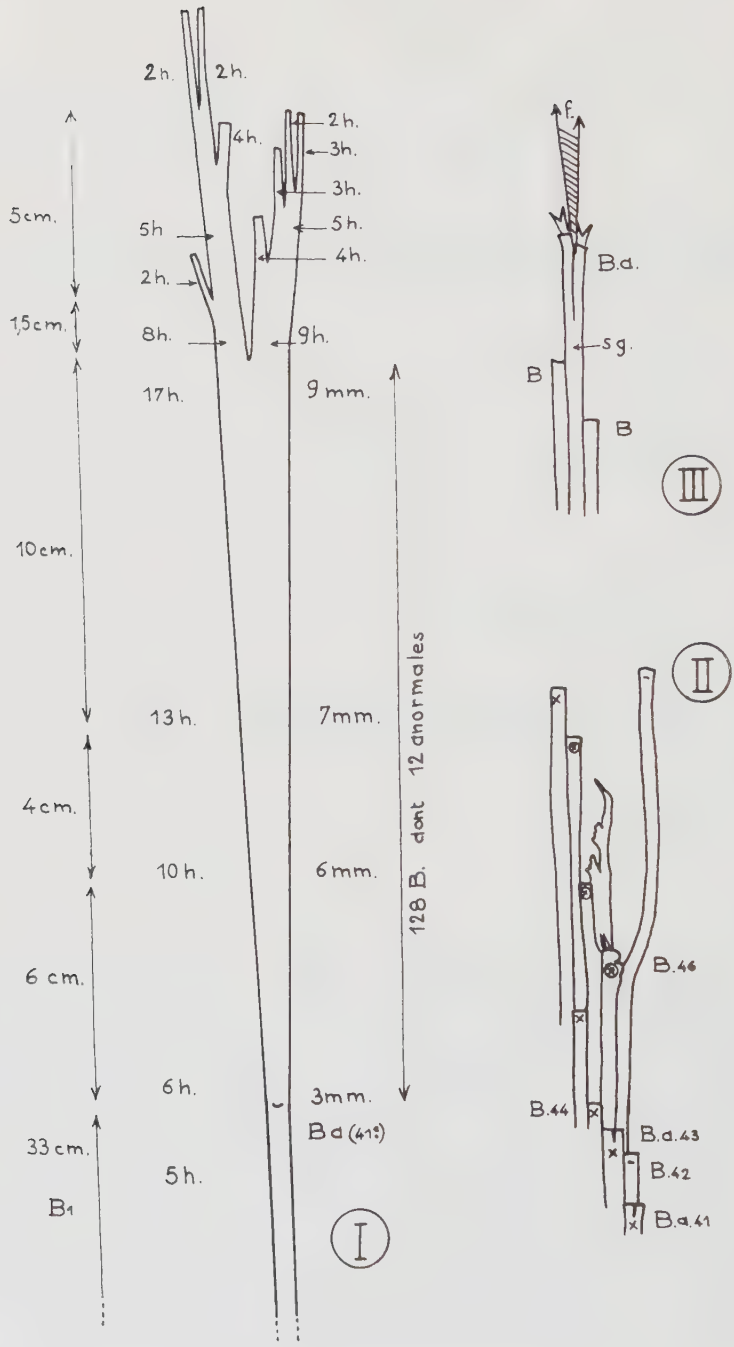
Au niveau de la première bractée, les contacts sont de type 2.3.5 ; ils passent rapidement au type 3.5.8 et ensuite au type 5.8.13 au niveau de la dixième bractée. Les contacts 5.8.13 restent stables pour une trentaine de bractées. Ainsi, cinq hélices bractéales peuvent être tracées à ce moment.

Ce comportement est absolument identique à celui d'une inflorescence normale, l'axe est cylindrique et rien ne semble annoncer l'anomalie qui va suivre.

c) *Fasciation rubanée.*

Juste avant le début de la fasciation, une bractée anormale, double, axille deux fleurs (fig. 15, II). C'est à ce moment que les *contacts 5.8.13 ne sont plus respectés et que l'axe commence à s'élargir.* Le nombre minimum de lignes parastiques (c'est-à-dire 5) passe à six. Puis, après une formation d'aspect particulier, l'axe s'élargit en s'aplatissant. Sur toute la fasciation, les segments donnent un aspect cannelé ; les entre-nœuds sont irréguliers et courts ; les métatopies sont excessivement nombreuses et l'analyse phyllotaxique devient presque impossible.

La description en contacts parastiques offre de grandes difficultés, les bractées étant inégalement réparties. Seul peut être établi avec certitude le nombre minimum de parastiques : celui-ci correspond au nombre minimum d'hélices bractéales. Ce nombre peut, semble-t-il, être retenu comme valable car, dans l'inflorescence, les phénomènes de croissance de l'axe et les phénomènes d'élargissement du primordium bractéal à son insertion ne sont pas suffisamment importants et complexes pour venir entacher d'erreur la valeur de contiguïté donnée par la morphologie


2h.
2h.
4h.
2h.
3h.
3h.
5h.
4h.
5h
2h.
8h.
9h.
17h.
9 mm.
5cm.
1,5cm.
10cm.
13h.
7mm.
4cm.
10h.
6mm.
6 cm.
6h.
3mm.
Ba (41?)
33 cm.
5h.
B1
128 B. dont 12 anormales
I
f.
B.a.
sg.
B
B
III
II
B.46
B.44
B.a.43
B.42
B.a.41

externe. Nous adopterons donc, dans les descriptions qui vont suivre, le terme d'*hélice bractéale,* en considérant que c'est le nombre minimum d'hélices possibles qui a été retenu.

A 6 cm au-dessus du début de la fasciation, on compte 10 hélices ; à 10 cm, on en compte 13, et à 20 cm, au niveau le plus large, 17 hélices peuvent être tracées. Tout de suite après, apparaît la première dissociation.

Il y a 128 bractées sur cette partie rubanée et l'on rencontre 12 bractées anormales.

Ce phénomène s'explique aisément par la théorie des centres générateurs. Les 12 bractées anormales, correspondant au *dédoublement* d'un centre générateur, seraient le point de départ, à chaque fois, d'une hélice bractéale nouvelle. Il y aurait *cinq hélices* dans la partie normale de l'inflorescence, avant la fasciation, et *dix-sept hélices* au sommet de la fasciation rubanée, avant la dissociation.

Les deux hélices nées d'un même centre générateur ne se décalent pas toujours immédiatement. On rencontre souvent une ou deux fois la même formation, puis les deux centres générateurs s'isolent et les hélices nouvelles prennent leur individualité ; une distance verticale sépare alors les deux bractées suivantes [fig. 15, II : $B_{a\ 41}$ et $B_{a\ 43}$ sont deux bractées-doubles ; au-dessus, les bractées B_{44} et B_{46} sont décalées].

d) *Dissociations successives.*

La première dissociation apparaît au moment où l'axe est le plus large. Sous la fente de la fourche, une bractée-double marque un nouvel essai d'augmentation du nombre des centres générateurs (fig. 15, III).

Deux parties inégales et aplaties s'isolent. Sur chacune le tracé des hélices se poursuit ; un rameau porte 9 hélices à la base, l'autre 8. Il y avait 17 hélices avant la dissociation, et les deux dissociations totalisent aussi 17 hélices. Donc, le dernier dédoublement annoncé avant la fourche n'a pas fourni d'hélices supplémentaires. On peut penser que cette addi-

---

Fig. 15. — Fasciation rubanée et dissociations successives.

I. — Dessin schématique de l'inflorescence.

II. — Début de la fasciation rubanée en $B_{a\ 41}$, au niveau de la 41e bractée qui est double. En $B_{a\ 43}$, les deux centres générateurs ont encore donné un groupe de deux bractées. Au-dessus, deux hélices (l'une marquée d'une croix, l'autre d'une croix entourée d'un cercle) deviennent indépendantes. Une autre hélice (marquée de -) se poursuit. C'est au-dessus de B_{46} que l'axe s'aplatit ; il y a, ici, une formation d'aspect particulier.

III. — Niveau de la première dissociation. B., bractée normale ; B. a., bractée anormale dont les deux segments se confondent rapidement (sg.). Au-dessus de B. a., départ de la dissociation (f., fente de la dissociation).

tion nouvelle n'a pas permis le fonctionnement possible d'un apex unique et qu'elle décide ainsi de la dissociation.

La perturbation qui amenait une augmentation du nombre des centres générateurs poursuit son effet sur chacun des rameaux de la dissociation. Et chaque fois qu'une autre hélice doit être tracée, c'est au niveau d'un complexe bractéal qu'elle débute.

Après cette nouvelle phase d'élargissement, d'autres dissociations se produisent, les unes au niveau d'une tentative de dédoublement de centre générateur, les autres sans cause apparente.

Le rameau le plus large, celui qui a 9 hélices à la base, donne en premier un rameau à 4 hélices, puis, plus haut, un rameau à 3 hélices, et se termine enfin par deux rameaux, l'un à 2, l'autre à 3 hélices.

Le rameau qui possédait 8 hélices à la base, après s'être élargi, se dissocie successivement quatre fois, en donnant des rameaux à 2 et 4 hélices.

Les rameaux à 2 hélices, où les contacts parastiques sont de type 2.3.5, s'amenuisent et portent une fleur terminale. C'est l'aspect normal de la terminaison de l'inflorescence.

2° Inflorescence avec une dissociation simple précédée d'une fasciation rubanée de faible importance

Une inflorescence (fig. 16, I) de 55 cm de long, portant plus de 100 fleurs, présente, à son extrémité, une *dissociation* précédée d'un aplatissement de l'axe en *fasciation rubanée* sur 5 cm. Les rameaux de la dissociation mesurent respectivement 3 et 2,5 cm.

L'analyse phyllotaxique au-dessus de la première bractée de l'inflorescence montre des contacts parastiques de type 3.5.8 se poursuivant sur 45 cm avec 65 bractées. Puis le *passage progressif* à des contacts de type 5.8.13 se réalise. Ces contacts se maintiennent sur un nombre restreint de bractées, car, rapidement, apparaît une *bractée-double,* et l'anomalie en fasciation rubanée s'ensuit *immédiatement.*

Cette fasciation est de courte durée et de faible amplitude. On peut tracer *sept hélices bractéales ;* deux nouvelles hélices naissent au niveau de bractées-doubles et viennent s'ajouter aux cinq hélices de la partie sous-jacente.

Il y a, en plus, une bractée anormale, située juste avant la dissociation, qui ne fournit pas d'hélice supplémentaire. On retrouve ici le même phénomène que dans le premier exemple étudié : tentative de dédoublement d'un centre générateur précédant la dissociation.

Deux rameaux s'isolent : l'un à *deux hélices* porte une *fleur terminale normale,* l'autre à *quatre hélices* arrête son organogénèse par une *fleur fasciée.*

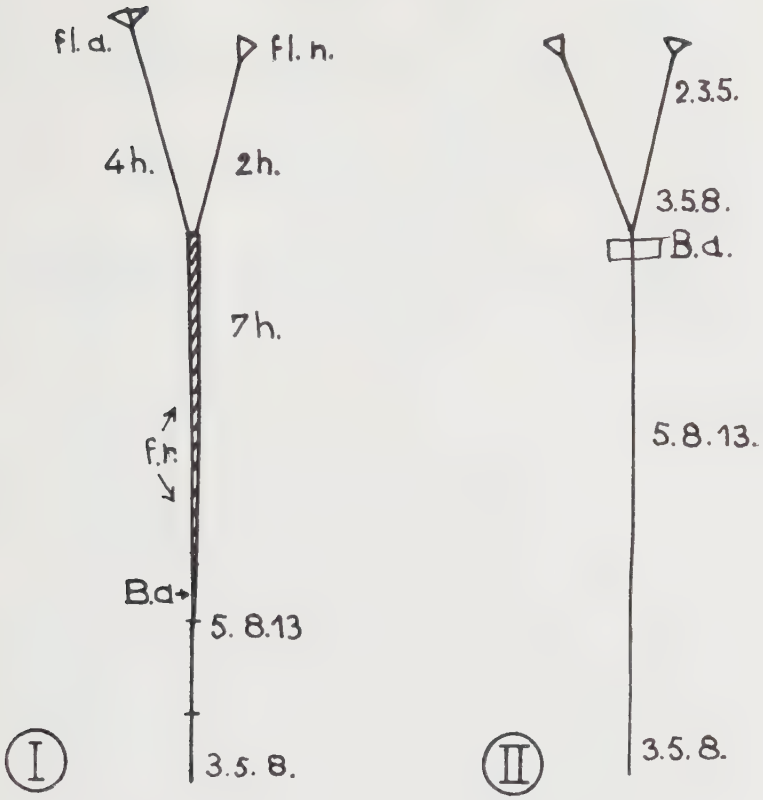


Fig. 16. — Anomalies de l'inflorescence.

I. — Fasciation rubanée (f. r.) sur 5 cm et dissociation simple.

II. — Dissociation simple sans fasciation rubanée préliminaire (les contacts parastiques ou le nombre d'hélices sont indiqués).

(B. a., bractée anormale ; fl. n., fleur terminale normale ; fl. a., fleur terminale anormale ; h., hélice.)

3° Inflorescence avec dissociation simple

Une inflorescence (fig. 16, II) montre une augmentation normale dans les contacts parastiques jusqu'au type 5.8.13. Ce type de contacts se maintient sur une dizaine de bractées. Puis l'axe se dissocie juste au-dessus d'une région *non aplatie* qui présente des *bractées-doubles*.

Il y a donc, ici, *tentative d'augmentation du nombre des centres générateurs, mais régularisation immédiate par la dissociation.*

Chaque rameau possède des contacts 3.5.8 à sa base ; il entre ensuite dans la « période de diminution » caractéristique et forme une fleur terminale.

Cet exemple illustre assez bien que *la phase ultime d'un fonctionnement normal est atteinte lorsque les contacts parastiques sont de type 5.8.13.*

4° Inflorescence avec dissociation simple
Présence d'hypoclades

Certaines espèces de plantes présentent *naturellement* des particularités dans la position de la feuille ou de la bractée, en rapport avec le rameau axillaire, particularités que l'on nomme « hypoclades » (Bugnon, 1953 et 1954).

Elles correspondent à l'apparition d'une *croissance intercalaire dans le soubassement commun d'une feuille et de son bourgeon axillaire.*

Chez l'Aigremoine, ces formations n'apparaissent qu'à *titre exceptionnel* dans l'inflorescence, au moment où se produit une tentative d'augmentation du nombre des centres générateurs. La bractée axillante n'est pas insérée sur l'axe principal, mais elle semble portée par le pédoncule de la fleur qui est alors anormalement développé (fig. 17, I et II).

Une inflorescence (fig. 17, III) montre, comme pour les exemples précédents, la phase normale d'augmentation dans les numéros d'ordre des contacts parastiques, s'établissant par un *phénomène progressif.* Les contacts sont du type 2.3.5 au niveau de la première bractée, et du type 5.8.13 depuis la 25e jusqu'à la 37e bractée. Au-dessus, se trouve un groupe de 11 bractées où des phénomènes anormaux apparaissent. Il y a des bractées-doubles et des bractées avec hypoclades. Cette zone est courte. L'axe n'est pas aplati en fasciation rubanée. Immédiatement après, apparaît une dissociation simple :

— une ramification, étroite, présente des contacts 3.5.8 à la base. Au sommet, des contacts 2.3.5 précèdent une fleur terminale normale ;

— l'autre ramification, plus large, porte quelques bractées à hypoclades et des bractées-doubles. La phyllotaxie ne peut y être analysée. Mais, vers le sommet, les contacts parastiques semblent être du type 3.5.8 et la fleur terminale est anormale. Elle est élargie et possède, avec trois sépales normaux, un sépale double à cinq nervures et une formation, jaune et verte, de nature intermédiaire entre un sépale et un pétale.

Sur les échantillons observés, une bractée à hypoclade (fig. 17, I et II) semble unie, par un segment commun, à une bractée normale. La figure 17, IV, montre, à un même niveau, les bractées serrées les unes contre les autres. Et on peut imaginer que la présence d'hypoclades est en liaison directe avec *un espace insuffisant pour la croissance des organes.* En effet, lorsque les bractées redeviennent régulièrement échelonnées, par exemple à la fin des dissociations, il n'y a plus d'hypoclades.

La partie externe de la dissociation (à gauche de la figure 18) présente

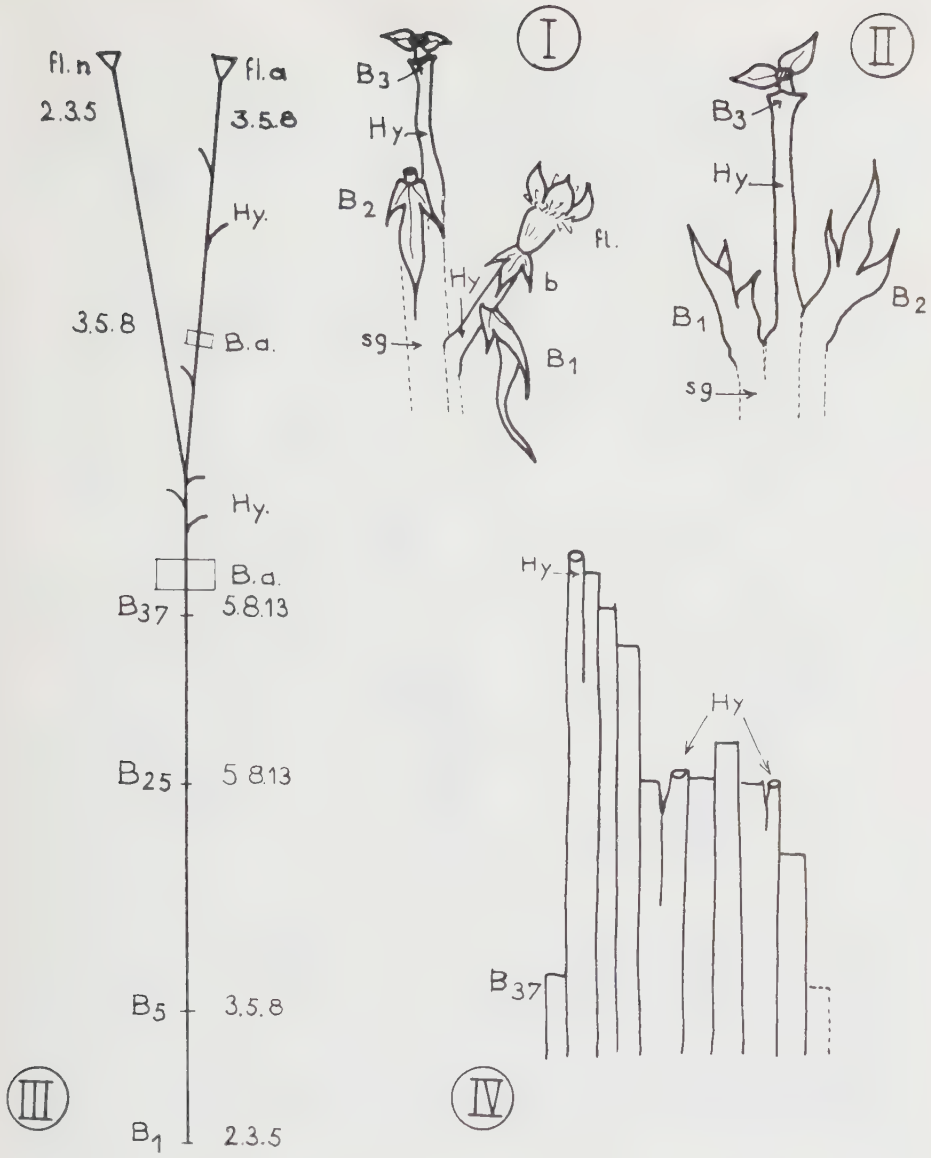


Fig. 17. — Hypoclades.

I. — La bractée B_1 présente un hypoclade (hy.) ; elle axille une fleur (fl.) portant deux bractéoles (b.) à trois dents. La bractée B_2 est normale, mais elle représente avec B_3 (bractée à hypoclade) le dédoublement d'un centre générateur, car ces deux bractées possèdent un segment commun (sg.).

II. — La bractée à hypoclade B_3 et la bractée normale B_1 possèdent un segment commun.

III. — Dessin schématique de l'inflorescence portant des bractées à hypoclades. (B. a., bractée anormale ; fl. a., fleur anormale ; fl. n., fleur normale.)

IV. — Disposition des bractées à hypoclades (l'insertion est représentée par une ligne courbe) et des bractées normales.

un aspect normal dans la position et dans la morphologie des bractées et de leurs méristèmes axillaires. Dès le début de l'ontogénèse, le primordium de la bractée est isolé du méristème axillaire, tous deux poursuivant des croissances indépendantes. Par contre, l'examen de la partie interne de la dissociation indique certaines particularités (à droite de la

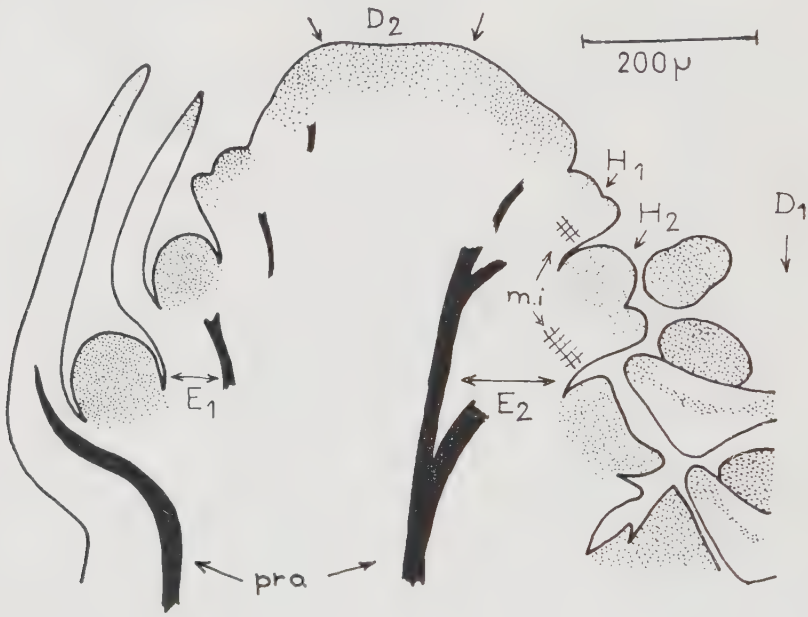


Fig. 18. — Début d'une dissociation et présence d'hypoclades.

Du côté d'une première dissociation (D_1), des bractées (H_1 et H_2) présentent dans leur soubassement un méristème intercalaire (m. i.) qui, par prolifération cellulaire, entraîne la bractée et son bourgeon floral sur une sorte de pédoncule détaché de l'axe principal, créant un hypoclade. L'écorce du côté interne (E_2) de la première dissociation est plus large que du côté externe (E_1).

Le méristème apical est en train de subir une seconde dissociation (D_2) qui se manifeste par une légère dépression apicale. Les flèches indiquent les axes des deux méristèmes en formation (pro., procambium).

fig. 18). L'écorce de ce côté est plus large (E_2 plus grand que E_1). De plus, dans le *soubassement de l'ensemble bractée-méristème axillaire*, des cloisonnements répétés, semblables aux cloisonnements d'un cambium, établissent un *méristème intercalaire* (m. i.). Ce méristème intercalaire, par son activité, est susceptible de produire une sorte de pédoncule, détaché de l'axe principal, portant la bractée et la fleur. Ce phénomène serait à l'origine des hypoclades.

Conclusions générales
relatives aux anomalies phyllotaxiques rencontrées

1°) Dans la phase végétative, aucune indication ne laisse prévoir l'anomalie qui doit atteindre l'inflorescence.

2°) Les anomalies, fasciation rubanée ou dissociation, sont toujours précédées par *un déroulement normal de la première phase du développement de l'inflorescence* qui correspond à la « période d'augmentation » dans les numéros d'ordre des contacts parastiques. *Les variations phyllotaxiques se font de façon progressive.* Le nombre d'hélices bractéales passe de deux à cinq, sans que l'augmentation du nombre des centres générateurs soit un phénomène soudain se traduisant de manière évidente dans la morphologie externe.

3°) *La phase ultime d'un comportement normal correspond à la réalisation de contacts parastiques du type 5.8.13.* La « phase de diminution » dans les numéros d'ordre des contacts parastiques n'est pas réalisée à ce moment.

4°) L'anomalie, fasciation rubanée ou dissociation, apparaît *toujours* avec la présence de « bractées-doubles », qui correspondent à une *création évidente de centres générateurs supplémentaires.*

5°) La dissociation, si elle est précédée par une fasciation, apparaît toujours au niveau le plus large.

6°) La dissociation peut ne pas être précédée par une fasciation rubanée, mais il y a toujours à son niveau des bractées-doubles. Cette dissociation est alors simple.

7°) *Les dissociations isolent des rameaux à nombre d'hélices restreint.* De nouveaux dédoublements de centres générateurs peuvent se produire, et ce rameau se dissocie lui-même ; il peut le faire plusieurs fois.

8°) Les rameaux issus de la dissociation se terminent par un groupe *de fleurs anormales si le nombre des hélices, à la fin, est supérieur à deux.* Ou bien, comme pour la terminaison d'une inflorescence normale, on peut retrouver *la « phase de diminution »* dans les contacts parastiques : vers l'extrémité, ils sont du type 2.3.5 ou 1.2.3, et *une fleur terminale, normale,* achève l'organogénèse.

9°) Il a été rencontré des « hypoclades » à titre exceptionnel.

B. — Recherches à propos de l'origine des fasciations

La question se pose de connaître le facteur qui provoque la réalisation d'une fasciation. White (1948) classe les observations faites à ce sujet en plusieurs catégories : chez certaines espèces, ce phénomène est provoqué

par des causes naturelles variées, mais non transmissibles par la graine. Il y a des fasciations spontanées, d'origine inconnue, qui se propagent de façon asexuée, et enfin, il y a des fasciations produites expérimentalement dont la transmissibilité peut être connue ou non.

Déterminer l'origine des fasciations est un travail délicat qui demande de nombreuses années d'expériences. Nous nous bornerons à citer quelques observations.

1. — Aucune Aigremoine fasciée n'a été rencontrée dans la nature, alors que des massifs situés dans le jardin de l'Ecole Normale Supérieure en présentent en nombre important.

2. — Certains pieds provenant de la campagne des environs de Paris ont été repiqués dans ce jardin, et après deux ou trois années de croissance normale, des fasciations apparaissent sur les tiges aériennes. Le rhizome qui a porté une inflorescence fasciée développe, l'année suivante, une pousse aérienne qui forme elle-même une inflorescence anormale. Il semble donc qu'un facteur transmissible par le rhizome puisse intervenir.

3. — Des semences prélevées sur la partie fasciée d'une inflorescence ont été ensemencées dans un lieu isolé de tout pied d'Aigremoine. Les germinations de l'année n'ont montré aucune anomalie : les tiges aériennes étaient grêles et l'inflorescence, assez peu fournie, présentait l'aspect habituel. L'année suivante, les pousses aériennes développées à partir de ces pieds ont donné des inflorescences plus importantes, mais elles ne possédaient, non plus, aucune anomalie. Il ne semble donc pas que la fasciation soit un caractère transmissible par la graine, et, par là-même, elle ne serait pas héréditaire chez l'Aigremoine.

4. — On peut penser qu'un phénomène de virose puisse être capable de provoquer ces anomalies. Nous avons effectué des broyats d'inflorescences fasciées en cours de développement. Ils ont été déposés à l'aide d'un compte-gouttes effilé sur le sommet de jeunes plants qui étaient encore dans leur croissance végétative. Pour approcher du méristème terminal, les feuilles extérieures du bourgeon sont écartées et un coton humide est placé afin d'éviter la dessiccation.

Deux mois après l'intervention, les pieds ont fleuri, mais aucune anomalie n'était présente.

Il est possible que le facteur déterminant nécessite plus de temps avant de devenir efficace, ou bien que l'intervention ait été effectuée trop tard dans le développement, ou bien encore que le mode d'application des broyats ne soit pas satisfaisant. Des recherches doivent être continuées dans ce sens.

C. — Aspect histologique des apex fasciés

A la dissection sous la loupe binoculaire, *un apex fascié apparaît comme un dôme à base ellipsoïdale.*

Les coupes histologiques présentées ont été réalisées dans des méristèmes fasciés venant juste de subir une dissociation.

1° Analyse des coupes transversales

a) *Méristème apical.*

L'un des deux méristèmes, issus de la dissociation, est en retard sur l'autre. Au même niveau (fig. 19, I), l'apex de gauche est entièrement méristématique, la section étant effectuée assez près du sommet, tandis que l'apex de droite, plus avancé dans sa croissance, montre une région périphérique méristématique avec des primordiums de bractées et, au centre, le méristème médullaire aux cellules plus différenciées.

Au niveau du raccordement des deux méristèmes (fig. 19, II), la région périphérique méristématique de chacun des deux apex vient en contact dans l'axe de la dissociation. Elle constitue, ici, un méristème résiduel (m. r.) que l'on retrouve sur les coupes longitudinales, et l'on sait qu'il se parenchymatise en même temps que s'effectue l'ontogénèse des deux rameaux.

Plus bas, une section effectuée dans la partie commune (fig. 19, III) présente une forme allongée qui indique qu'une fasciation rubanée importante a précédé la dissociation. Il est à remarquer, sur la figure 19, II, par exemple, que la région plus méristématique située sur le pourtour, et qui représente, à ce niveau, les soubassements des bractées et des fleurs en développement, possède une épaisseur sensiblement constante, tandis que la partie médullaire, au centre, anormalement allongée, suit la forme extérieure. On ne peut qu'évoquer une dysharmonie dans la prolifération des cellules du méristème médullaire, des cloisonnements anormalement intenses devant se produire suivant un axe déterminé.

Dans un récent travail sur la fasciation rubanée du *Corchorus* (Jute), Kundu et Rao (1960) étudient et comparent les méristèmes apicaux de plants normaux et de plants fasciés. L'élargissement résulte de la dilatation transversale d'un seul apex ; les modifications anatomiques sont faibles ; seule la moelle présente l'anomalie de s'élargir dans le sens de l'aplatissement. Les cellules médullaires, dans l'axe de l'ensemble, sont plus allongées ; nous ne les avons pas retrouvées chez l'Aigremoine. De plus, sur les coupes transversales, les auteurs observent des « soudures » au niveau des feuilles et de leurs stipules et les images présentées rappellent

ce que l'on pourrait appeler des « feuilles-doubles ». Ils ne les signalent pas dans leur étude.

En effet, les bractées-doubles rencontrées sur les fasciations sont toujours situées sur la partie aplatie de l'axe et non sur la partie plus étroite. On peut imaginer que le dédoublement d'un centre générateur, apparaissant brusquement, provoque à chaque fois un étirement du méristème. Si

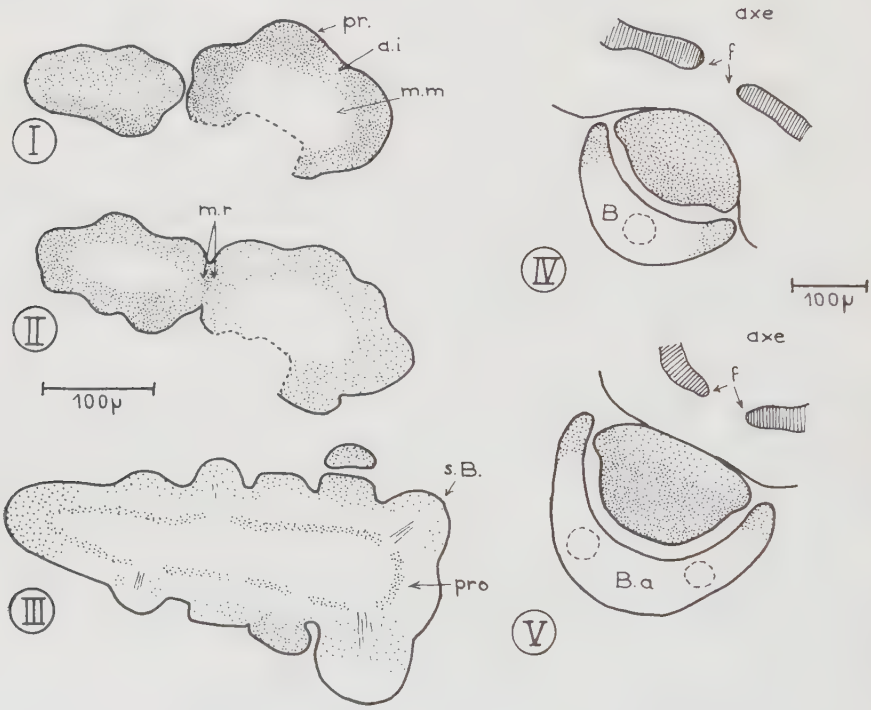


Fig. 19. — Fasciation et dissociation.

I, II, III. — *Coupes transversales successives dans le méristème apical d'une inflorescence fasciée et dissociée.*

I. — Les deux apex issus de la dissociation sont eux-mêmes fasciés (à 5 μ du sommet du plus haut méristème) ; pr., primordium de bractée ; a. i., anneau initial ; m. m., méristème médullaire.

II. — Section à la base de la dissociation (à 70 μ du sommet) ; m. r., méristème résiduel.

III. — Section au-dessous du départ de la dissociation (à 100 μ du sommet). La forme allongée indique une fasciation importante (s. B., soubassement de bractée ; pro., procambium).

IV. — *Bractée normale* (B.) et son méristème floral ayant formé latéralement deux bractéoles. Une seule fenêtre bractéale (f.).

V. — *Bractée anormale* (B. a.), qui est une bractée-double avec deux cordons conducteurs. Le méristème floral élargi a formé deux bractéoles en position normale. Une seule fenêtre bractéale (f.).

les centres générateurs nouveaux se répartissaient également tout autour du méristème, le résultat en serait vraisemblablement une tige plus grosse mais cylindrique.

b) *Bractée-double.*

Une bractée normale (fig. 19, IV) possède, près de son insertion, le tissu conducteur correspondant à la nervure principale. En face, dans l'axe, une « fenêtre bractéale » unique interrompt le tracé du cylindre central.

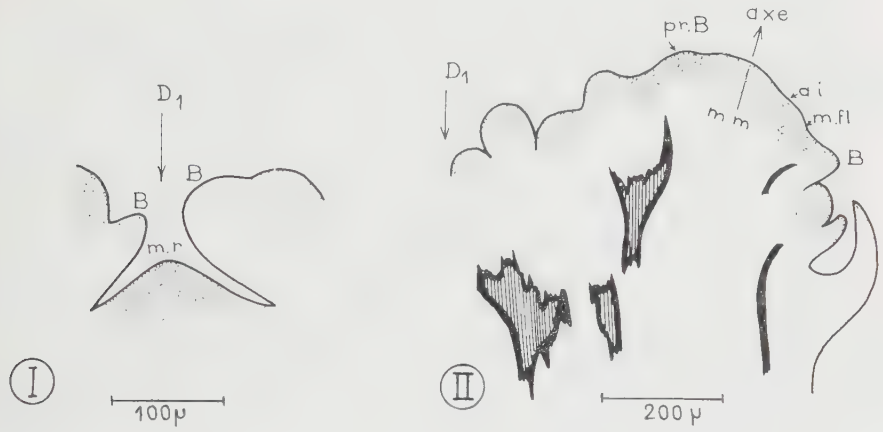


Fig. 20. — Fasciation et dissociation.

I. — Axe de la première dissociation (D_1) montrant le méristème résiduel (m. r.) entre les faces abaxiales de deux bractées (B.).

II. — Un méristème en fonctionnement issu d'une première dissociation (D_1) qui présente les caractéristiques d'un méristème d'inflorescence normale ; a. i., anneau initial ; B., bractée ; m. fl., méristème floral ; m. m., méristème médullaire ; pr. B., primordium de bractée.

(En noir ou en hachuré, le procambium).

Une bractée-double (fig. 19, V) présente *deux cordons conducteurs principaux ;* cependant, le tracé du cylindre central n'est interrompu que par *une seule* « fenêtre bractéale ». La valeur de l'insertion d'une bractée-double est plus importante et le méristème floral qu'elle axille est élargi.

2° Analyse des coupes longitudinales

Les coupes longitudinales ont été effectuées dans un échantillon où une première dissociation a isolé deux méristèmes. L'un des deux apex paraît normal ; l'autre, élargi, subit une dissociation secondaire.

La photographie de la planche IV, A montre l'aspect de la région supérieure de cette inflorescence anormale.

La fente de la première dissociation est facile à repérer : elle se situe exactement au niveau où deux bractées présentent, l'une vers l'autre, leurs faces abaxiales (fig. 20, I). Chacune de ces bractées a été formée par un des deux méristèmes de la dissociation. Entre elles, une protubérance, encore méristématique, représente un méristème résiduel (m. r.) qui se parenchymatise sans donner d'organe défini.

La première dissociation a donc isolé deux rameaux qui suivent leur organogénèse propre, sans qu'aucune interruption ne se manifeste dans le fonctionnement.

Un des deux rameaux, celui qui est le moins développé (fig. 20, II), présente à son sommet les proportions et la structure d'un méristème d'inflorescence normale.

L'autre rameau (fig. 18) montre un méristème élargi où une légère dépression apicale indique qu'une dissociation secondaire est en train de s'établir. Au fur et à mesure que le méristème unique forme, par prolifération cellulaire, les deux nouveaux apex, les régions extérieures continuent leur organogénèse. Il semble que l'on puisse, approximativement, déterminer les axes des deux méristèmes en création, par l'orientation et l'organisation des cellules qui rappellent l'aspect habituel. Entre les deux se situe la dépression apicale qui est occupée par des cellules très méristématiques ; par leurs cloisonnements, ces cellules créent les flancs internes des deux apex, qui formeront par la suite des bractées, laissant entre elles un méristème résiduel.

En conclusion.

L'observation morphologique avait montré que les deux rameaux d'une dissociation ne correspondent pas à une ramification de type ordinaire. L'ontogénie montre bien qu'il s'agit d'une sorte de *dichotomie de l'axe principal. La dissociation tend à régulariser le fonctionnement d'un méristème anormalement élargi en isolant deux apex plus étroits, voisins de la taille normale.*

CHAPITRE III

TERMINAISON DE L'INFLORESCENCE

L'extrémité de l'inflorescence porte, dans la majorité des cas, *une fleur terminale à cinq sépales.*

Des variations peuvent se produire. La fleur terminale est quelquefois tétramère, et assez rarement trimère. Enfin, *la fleur terminale peut ne pas être présente, et le sommet de l'inflorescence est occupé par un petit bourgeon végétatif.*

I. — L'INFLORESCENCE PORTE UNE FLEUR TERMINALE A CINQ SEPALES (fig. 21)

Sur l'échantillon choisi, les fleurs ne sont pas épanouies ; celle qui termine l'axe forme un bouton plus volumineux. Toutes ces fleurs peuvent, soit rester ainsi jusqu'à la mort de la pousse aérienne, où bien toutes s'épanouir. Dans d'autres cas, la fleur terminale s'ouvre, mais les deux ou trois fleurs sous-jacentes sont fermées. *Ces diverses possibilités montrent déjà la différence de comportement entre la fleur qui termine l'axe et celles qui sont latérales.* Il arrive aussi que les boutons, petits mais entièrement constitués, n'atteignent pas cette taille ; ils sont cachés à l'aisselle des bractées complètement développées et l'ensemble forme une sorte de bourgeon dont la nature n'est révélée qu'à la dissection.

Les dessins de la figure II montrent qu'à partir de la bractée B_6, les contacts parastiques sont du type 1.2.3 jusqu'au premier sépale de la fleur terminale (S_1 est situé entre B_2 et B_1, dans un espace laissé libre) (1).

Alors que jusqu'à B_6, les boutons sont normalement et entièrement constitués, à partir de B_5, le méristème axillaire ne semble pas subir les transformations nécessaires à la constitution d'une fleur portant deux bractéoles. En effet, à l'aisselle des bractées B_5 et B_4 (fig. III), le méristème avorte après avoir donné deux languettes vertes, que l'on peut assimiler aux bractéoles. Puis à l'aisselle des bractées B_3, B_2 et B_1 (fig. II), il ne se forme même plus d'organes ; peut-être même le méristème ne se différencie

(1) Nous verrons, dans un autre chapitre, que le tracé phyllotaxique se poursuit régulièrement sur toutes les pièces du calice.

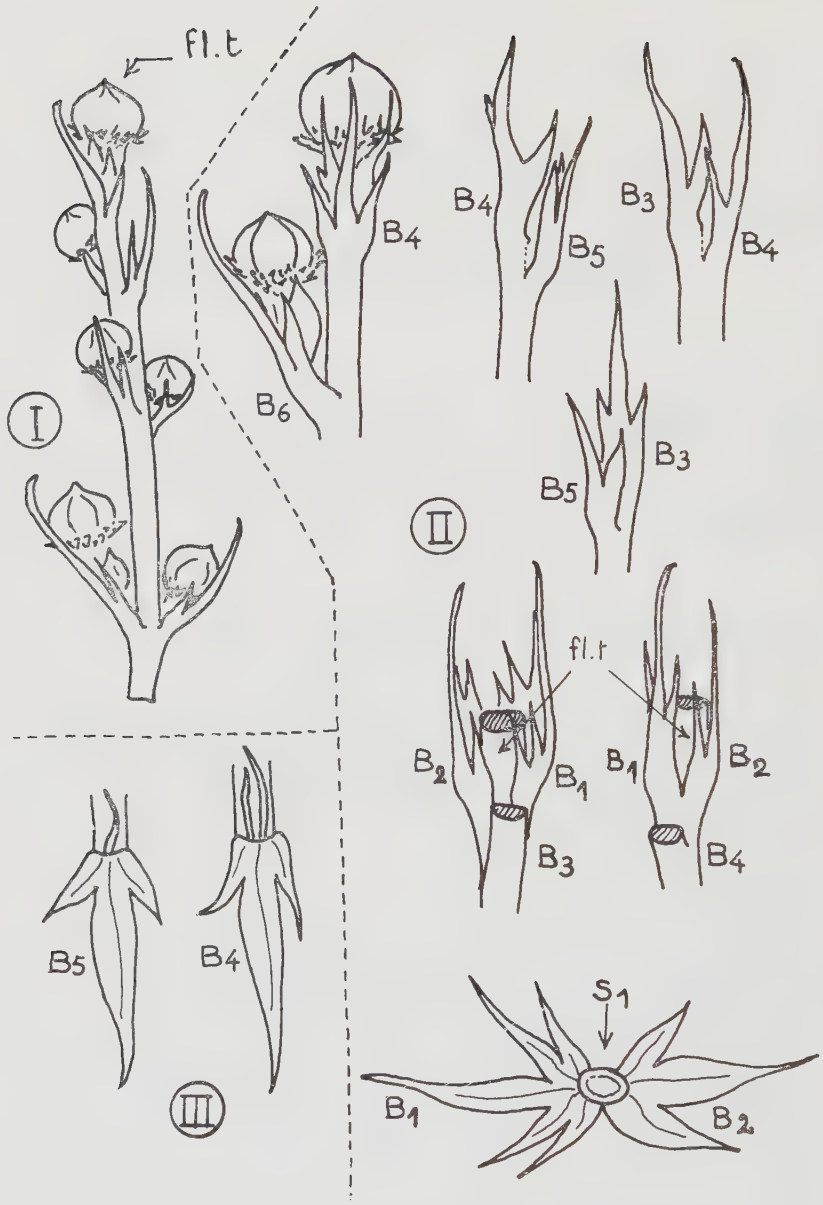


Fig. 21. — L'inflorescence se termine par une fleur.

I. — Extrémité d'une inflorescence adulte où toutes les fleurs restent en boutons, même la fleur terminale (fl. t.), cependant plus volumineuse.

II. — Dessins des bractées successives montrant les contacts parastiques de type 1.2.3 (fl. t., fleur terminale sectionnée). En bas de la figure, les deux dernières bractées B_1 et B_2 ont été écartées. Elles sont jointives d'un côté et, de l'autre, séparées par un espace libre au-dessus duquel se place le premier sépale (S_1) de la fleur terminale. Les bractées B_1, B_2 et B_3 sont stériles.

III. — Formations axillaires des bractées B_4 et B_5 : une ou deux petites languettes vertes peuvent être assimilées à des bractéoles.

t-il pas. Ces trois dernières bractées peuvent être considérées comme stériles.

Ainsi, à la fin de l'inflorescence, *l'initiation de la fleur terminale semble inhiber le développement et même la formation des fleurs sous-jacentes.* Ce phénomène de prédominance de la fleur terminale est assez bien connu dans les inflorescences pauciflores, ou dans les cas de fleur terminale unique (Bersillon, 1955 a). Il se rencontre avec la même valeur à l'extrémité de la grappe chez l'Aigremoine. A ce moment, l'inflorescence est en voie d'épuisement, après avoir formé plus de cent fleurs.

II. — L'INFLORESCENCE SE TERMINE PAR UN BOURGEON VEGETATIF (fig. 22)

C'est une particularité intéressante. Chez certaines plantes, ce caractère est spécifique ; chez d'autres, il apparaît sporadiquement (Lance, 1958 ; Codaccioni, 1958 ; Gorenflot, 1959). A son propos, se pose la question du *retour à l'état végétatif.* Un apex qui a été inflorescentiel peut-il redevenir végétatif ?

A. Lance nie cette possibilité : « Lorsqu'un apex a fourni des organes de nature *florale* (première paire de bractées involucrales), tout retour vers le fonctionnement végétatif semble impossible. La réalisation de la phase préflorale constitue une étape apparemment irréversible pour le devenir ultérieur du méristème. » Par contre, Gorenflot observe, chez le *Plantago coronopus,* la transformation véritable d'apex d'inflorescences en apex végétatifs. Chez des pieds anormaux, une rosette de feuilles se forme au sommet d'un axe inflorescentiel portant des bractées et des fleurs. Cette rosette de feuilles peut être obtenue expérimentalement par le bouturage ou le marcottage d'épis manifestant une tendance au retour à l'état végétatif.

Chez l'Aigremoine, *il ne semble pas que le petit bourgeon végétatif entraine une transformation essentielle dans le fonctionnement de l'apex.*

Il y a au maximum 10 à 12 pièces, de plus en plus petites, dont la phyllotaxie continue régulièrement celle des bractées sous-jacentes (les contacts parastiques sont du type 1.2.3). Les premières formations ressemblent aux bractées à trois dents ; puis elles se simplifient en devenant entières. Le périmètre de l'axe diminue beaucoup à ce moment et leur insertion, gardant approximativement la même valeur, entoure l'axe de plus en plus, ce qui leur donne la forme de cornets. La dernière pièce est plus courte ; elle est enfermée dans la précédente. Entre les deux, aucune formation n'est apparente. L'apex s'est épuisé progressivement.

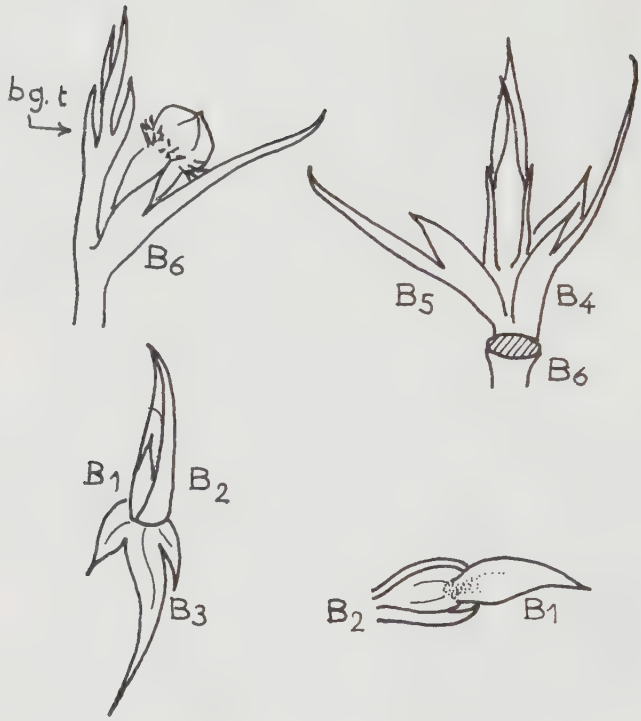


Fig. 22. — L'inflorescence se termine par un bourgeon végétatif.
Au-dessus de la dernière bractée fertile (B_6 possède une fleur axillaire normale), un bourgeon végétatif terminal (bg. t.) est formé de cinq pièces stériles (B_1 à B_5). Les plus anciennes (B_5, B_4, B_3) ont la forme habituelle des bractées, et les dernières productions du méristème terminal (B_2 et B_1) sont des bractées simples, dont la base engaine l'axe. Entre B_1 et B_2, il ne reste aucune trace du méristème terminal.

Toutes les pièces sont stériles ; aucune formation florale, ni végétative, même avortée, n'apparaît à leur aisselle.

En comparaison avec le cas normal, *il ne semble pas que l'on puisse évoquer, ici, un retour à l'état végétatif.* Ce serait plutôt *une absence de phénomène de floraison* liée à un épuisement de l'organogénèse, empêchant la formation des dernières fleurs et de la fleur terminale.

CHAPITRE IV

PHYLLOTAXIE DE LA FLEUR ET SES ANOMALIES

I. — DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

La fleur de l'Aigremoine, qu'elle termine l'inflorescence ou qu'elle soit axillaire d'une bractée, présente la même structure.

C'est une *fleur périgyne :* deux carpelles, contenant chacun un ovule, sont fixés au fond d'une coupe conique. Sur le bord supérieur de ce conceptacle s'insèrent les autres pièces florales (fig. 23, I et II) : cinq sépales libres, cinq pétales libres aussi, sept à douze étamines. Des aiguillons durs et crochus forment une sorte de collerette sous le calice.

Les sépales naissent successivement dans un ordre quinconcial ; leur insertion est large et trifasciculée (fig. 23, III, S). Au contraire, les *pétales* naissent *simultanément* et leur insertion, très étroite, est *unifasciculée* (P).

La valeur de l'insertion des sépales, ainsi que leur disposition, témoignent en faveur de leur *nature foliaire*. De plus, l'ontogénie montre qu'ils sont les *dernières productions de l'anneau initial* (Phelouzat, 1958). Il paraît donc logique d'essayer d'unir dans un même tracé phyllotaxique les pièces du calice aux éléments foliaires qui le précèdent, c'est-à-dire aux bractées qui terminent l'inflorescence pour une fleur terminale, et aux bractéoles pour une fleur latérale.

Les aiguillons, situés sous le calice, ne peuvent être considérés comme une barrière morphologique, car leur apparition est plus récente que celles des autres pièces florales. De même, la hauteur du réceptacle qui surélève les sépales ne peut non plus signifier une interruption dans l'organogénèse, puisqu'elle se crée secondairement, par l'installation d'un méristème intercalaire, après que tous les organes de la fleur aient été ébauchés.

Les travaux de Plantefol (1948), relatifs à l'ontogénie de la fleur, montrent que les sépales sont des pièces de nature foliaire et que leur disposition permet de prolonger, à leur niveau, les hélices foliaires de la partie végétative. L'auteur préconise, dans les descriptions morphologiques, l'utilisation de « diagrammes d'insertion » à la place des diagrammes communément employés (Eichler, 1878). En effet, cette méthode rend compte des rapports réels que les pièces présentent entre elles ; elle sera adoptée dans nos descriptions.

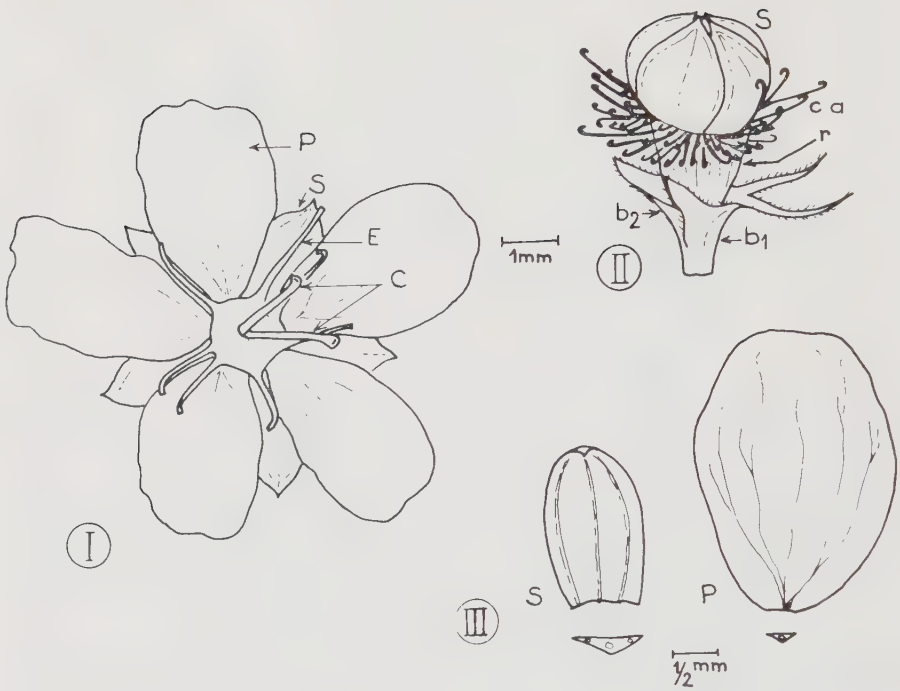


Fig. 23. — Fleur de l'Aigremoine.

I. — Fleur vue de dessus : 5 sépales (S.), 5 pétales (P.), 7 à 12 étamines (E.) dont le filet a été sectionné sous l'anthère et 2 carpelles (C.) insérés au fond du réceptacle creux.

II. — Fleur en bouton, vue de profil. Le réceptacle (r.) porte à son sommet, sous le calice (S.), une couronne d'aiguillons crochus (c. a.). Sur le court pédoncule, s'insèrent deux bractéoles (b_1 et b_2) qui peuvent être simples ou à trois dents.

III. — Un sépale (S.) possède une insertion large, trisfasciculée. Un pétale (P.) possède une insertion beaucoup plus étroite, unifasciculée.

Plus récemment, Deschatres (1954), à propos de la phyllotaxie du genre *Sedum*, constate que « *dans tous les cas étudiés, les hélices foliaires se poursuivent dans le calice de la fleur terminale* ». Nous avons rencontré, chez l'Aigremoine, des phénomènes semblables à ceux qu'il a observés. Il exprime par une formule pratique, à la fois le nombre de pièces du calice, le nombre d'hélices, et le nombre de sépales présents sur chaque hélice. Ainsi, 5 S = 3 + 2 signifie que la fleur possède *cinq* sépales (5 S), qu'il peut être tracé deux hélices (3 + 2) et que l'une des hélices porte *trois* sépales, l'autre *deux* seulement. Ce mode d'expression sera employé dans notre étude.

— *Remarque sur les méthodes d'étude.*

L'étude phyllotaxique de la fleur chez l'Aigremoine est délicate, à cause de sa faible taille.

Les sépales naissent successivement, mais rapidement, et les dissections sous la loupe binoculaire, au moment de leur formation, ne donnent que des résultats insuffisants.

Les coupes histologiques sont souvent décevantes, car une très légère obliquité suffit à fausser les rapports de contiguïté.

La fleur épanouie étale les sépales en les tordant vers l'extérieur, et le faible chevauchement de deux insertions voisines n'est plus toujours repérable.

Ce sont les observations de la fleur en bouton qui ont donné les meilleurs résultats. Il a été vérifié que le *mode de préfloraison des sépales* indique bien, d'une part, leur *ordre d'apparition* et traduit, d'autre part, exactement leur *mode de contiguïté à l'insertion.*

II. — FLEUR TERMINALE

A. — **Fleur terminale à cinq sépales**
(fig. 24)

Le bouton de la fleur terminale (I, figure de gauche) montre le mode de préfloraison quinconciale. Il y a deux sépales externes (S_1 et S_2) qui ont été formés les premiers ; deux sépales internes (S_4 et S_5) formés les derniers ; enfin, un sépale (S_3), interne par l'un de ses bords et externe par l'autre, qui est d'âge intermédiaire. Le mode de chevauchement de chacun des sépales, illustré par le diagramme d'insertion (I, fig. de droite), permet de tracer *deux hélices dextres,* l'une avec S_1 — S_3 — S_5, et l'autre avec S_2 — S_4. Sur les hélices sont respectés d'une part la contiguïté, et d'autre part l'ordre d'apparition.

Il s'agit d'unir ce tracé phyllotaxique à celui des bractées sous-jacentes.

Le cas le plus fréquemment rencontré montre, sous la fleur terminale, *deux bractées non opposées, insérées au même niveau* (ou sensiblement au même niveau). Les deux bractées, contiguës par un de leurs bords, sont séparées, dans la direction opposée, par un espace libre (fig. 21, II). Et si l'on considère la théorie du « premier espace disponible » de M. et R. Snow (1931 et publications suivantes), c'est dans cette région que doit naître le premier sépale. Deschatres (1954) a écrit : « Le premier sépale apparaît à l'endroit où se trouverait la prochaine feuille si la tige n'était pas florifère. » On peut donc rechercher si la théorie du « pre-

mier espace disponible » permet de déterminer l'emplacement du premier sépale (qui serait une bractée si le fonctionnement inflorescentiel se poursuivait).

Des coupes histologiques (fig. 24, II) donnent les positions des dernières bractées et des sépales. L'une des coupes (celle de gauche) est

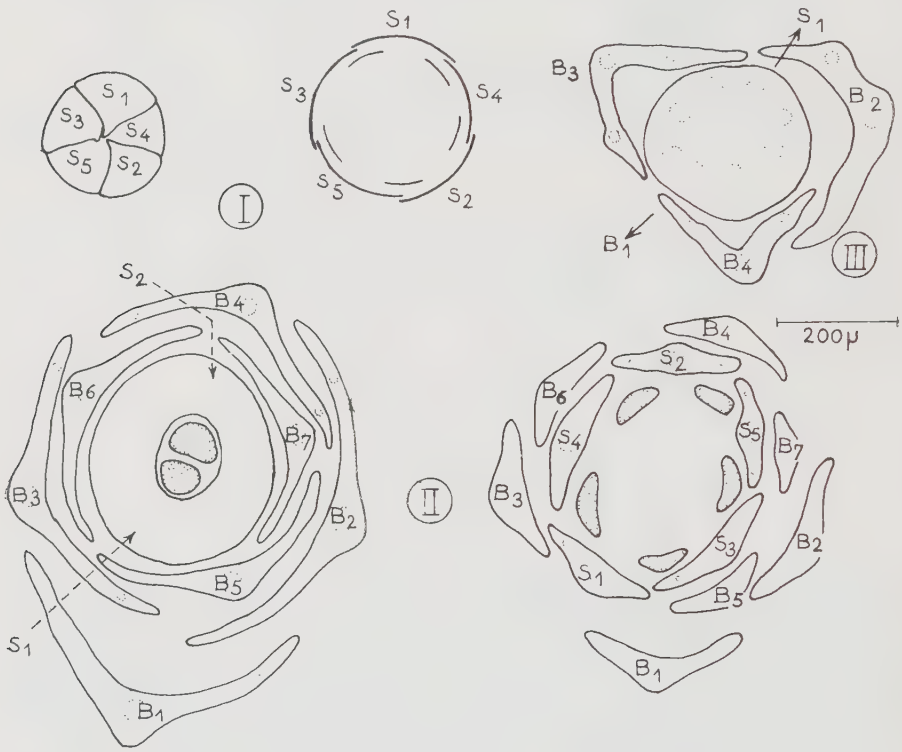


Fig. 24. — Fleur terminale à cinq sépales.

I. — *Fleur en bouton et diagramme d'insertion.* La préfloraison quinconciale permet de tracer deux hélices dextres sur les pièces du calice : S_1, S_3, S_5 et S_2, S_4. Les pétales représentés à l'intérieur sur le diagramme ne peuvent être incorporés dans le tracé de deux hélices, leurs insertions étroites étant éloignées les unes des autres.

II. — *Coupes histologiques dans le sommet d'une inflorescence.* A gauche, à un niveau proche de l'insertion des bractées, deux hélices dextres se suivent ainsi : B_1, B_2, B_4, B_6 et B_3, B_5, B_7. A droite, à un niveau proche de l'insertion des sépales, la première hélice se poursuit avec S_1, S_3, S_5 et la seconde avec S_2 et S_4 (les pétales sont représentés en pointillé).

III. — *Aspect le plus fréquemment rencontré dans la disposition des bractées.* Deux bractées stériles (B_3 et B_4) s'insèrent à la base du réceptacle. B_2, plus bas, est elle aussi stérile, et B_1, encore plus bas, est écartée de l'axe par le développement d'une fleur axillaire. Deux hélices : B_1, B_3, S_1... et B_2, B_4... ; le premier sépale S_1 occupe la position déterminée par le « premier espace disponible ».

effectuée dans une région voisine de l'insertion des dernières bractées ; l'autre coupe (celle de droite), réalisée au sommet du réceptacle, montre la disposition des sépales.

Les dernières bractées de l'inflorescence sont groupées par deux : B_2 — B_3, B_4 — B_5, B_6 — B_7. Au niveau du calice, la phyllotaxie change brusquement, on passe du mode alterne en groupes de deux pour les bractées à un mode alterne en faux-verticille pour les sépales.

Si l'on considère la théorie du premier espace disponible, le premier sépale doit naître dans la région où B_6 et B_7 sont le plus écartées et loin de l'axe B_5, qui est la bractée juste précédente. En effet, S_1 est situé exactement dans cette position. Le diagramme et la coupe (II, figure de droite) ont indiqué deux sépales externes S_1 et S_2 ; et, à l'aide de la théorie de M. et R. Snow, on peut considérer S_1 comme le premier sépale formé.

Ensuite, c'est de l'autre côté, entre B_6 et B_7, que doit s'initier le second sépale : c'est, en effet, ici que se trouve S_2.

Ainsi, *la théorie* de M. et R. Snow *permet de déterminer un ordre d'apparition pour les deux premiers sépales.*

D'autre part, *la théorie des hélices foliaires se vérifie pleinement au niveau du calice.* Nous avons vu que le diagramme d'insertion permettait le tracé de deux hélices dextres. Les bractées sous-jacentes conduisent aussi au tracé de deux hélices dextres.

On peut résumer la disposition phyllotaxique de cette fleur terminale d'Aigremoine par l'expression : 5 S = 3 + 2, et rendre compte de l'ordre d'apparition sur chacune des hélices en écrivant :

—	B_1	B_2	B_4	B_6	S_1	S_3	S_5
—		B_3	B_5	B_7	S_2	S_4	

Une hélice porte trois sépales, l'autre n'en porte que deux. *L'hélice qui possède trois sépales est celle qui a montré une avance au niveau du calice,* celle qui a formé S_1.

Remarques.

1°) Dans les fleurs terminales normales à 5 sépales, les hélices peuvent être indifféremment dextres ou sénestres. Aucun changement de sens n'a été rencontré au moment du passage au calice.

2°) L'exemple choisi présente un nombre anormalement élevé de bractées stériles (de B_2 à B_7). Il a été utilisé pour mieux rendre compte, sur une même figure, de la disposition des bractées. En général, *deux ou trois bractées seulement sont stériles et appliquées contre la base du réceptacle.* L'image la plus fréquente est celle qui correspond à la figure III : la bractée B_1 est écartée de l'ensemble par sa fleur axillaire volumineuse. Cependant, en superposant les coupes successives, on peut retrouver une disposition identique à celle représentée sur la figure II.

Dans les exemples de fleurs terminales à cinq sépales avec deux hélices, il nous a été donné de rencontrer quelques variations qui doivent être décrites.

Variations observées

1°) *Anomalie de la taille des sépales.*

Une fleur terminale avec cinq sépales, répartis sur deux hélices (5 S = 3 + 2), présente *deux sépales anormalement développés* (fig. 25, I).

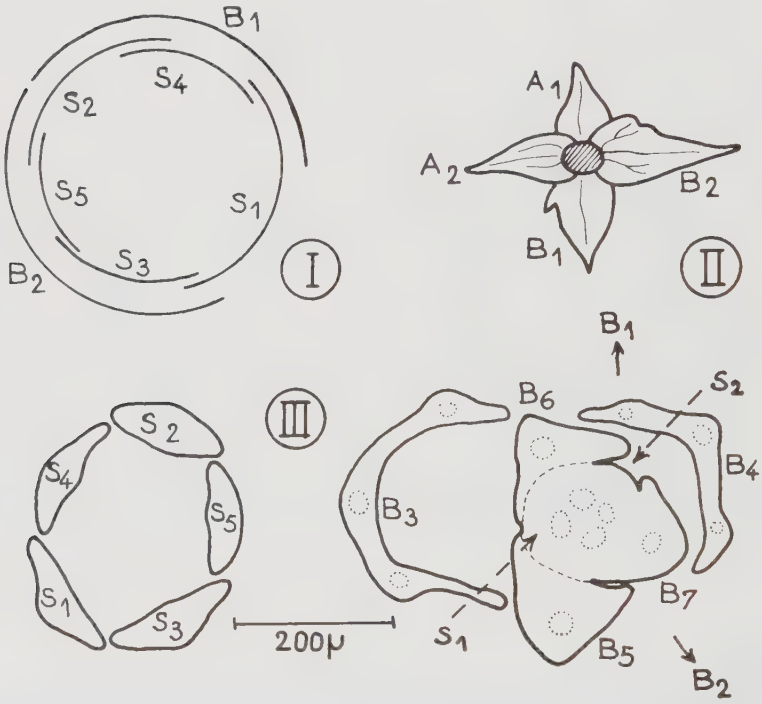


Fig. 25. — Variations dans une fleur terminale à cinq sépales.

I. — *Deux sépales sont plus grands* : S_1 et S_2. La disposition phyllotaxique est faite de deux hélices sénestres : B_1, S_1, S_3, S_5 et B_2, S_2, S_4.

II. — *Disposition opposée-décussée* des dernières bractées sous la fleur, indiquant la présence obligatoire de deux centres générateurs (A_1 et B_1, premier verticille de bractées ; A_2 et B_2, second verticille).

III. — *Une bractée supplémentaire en position normale* (B_7). A gauche, coupe histologique près de l'insertion des sépales et, à droite, coupe à la base du réceptacle. Deux hélices : B_1, B_3, B_5, B_7, S_2, S_4 et B_2, B_4, B_6, S_1, S_3, S_5. — Une bractée supplémentaire sur une hélice (B_7) occupe la position du premier sépale dans un cas normal, et, ici, S_1 naît dans le « premier espace disponible ». Il est possible que S_1 et B_7 naissent simultanément.

PLANTEFOL (1948) a signalé que les Polygalacées et les *Helianthemum* possèdent deux sépales plus larges qui sont les derniers de chacune des deux hélices. Dans cette fleur anormale de l'Aigremoine, ce sont, au contraire, *les deux premiers* ; mais ce sont toujours des « pièces homologues dans la constitution du calice ».

2°) *Anomalie dans la position des bractées.*

Un exemple de *disposition opposée-décussée pour les dernières bractées* (fig. 25, II), précédant une fleur terminale avec 5 S = 3 + 2, vient à l'appui de l'hypothèse *des deux centres générateurs,* qui sont à l'origine des deux hélices.

3°) *Présence d'une bractée supplémentaire en position normale.*

La fleur présente *cinq sépales* normaux, en disposition quinconciale, répartis sur *deux hélices dextres* (fig. 25, III, à gauche) : S_1 — S_3 — S_5 et S_2 — S_4.

Pour les bractées sous-jacentes (fig. 25, III, à droite) on retrouve, pendant un temps, les groupes de deux bractées : B_1 — B_2, B_3 — B_4, B_5 — B_6. Les bractées B_5 et B_6 s'insèrent au même niveau ; elles peuvent être considérées comme équivalentes des deux dernières bractées d'un cas normal. On peut tracer *deux hélices dextres* : B_1 — B_3 — B_5 et B_2 — B_4 — B_6. Mais il y a une autre bractée, B_7, qui naît à l'endroit, déterminé par « le premier espace disponible », où se situerait le premier sépale de la fleur terminale dans un cas normal. Ici, *une hélice forme une bractée supplémentaire.*

D'après la théorie de SNOW, S_1 est le premier sépale et S_2 le second. Les rapports de contiguïté s'établissent normalement entre ces deux sépales et les dernières bractées sur chaque hélice. Les deux hélices se poursuivent pour les autres pièces du calice, sans aucun accident. On a ainsi :

— B_1 B_3 B_5 B_7 S_2 S_4
— B_2 B_4 B_6 S_1 S_3 S_5

L'hélice qui porte trois sépales est celle qui a fonctionné en premier dans la fleur.

Il ne semble y avoir aucun inconvénient à cette possibilité de deux hélices : la contiguïté, le « premier espace disponible » et l'ordre d'apparition sont respectés.

Cependant, la présence de *trois bractées* groupées sous la fleur pourrait évoquer l'intervention de *trois centres générateurs.* Les trois hélices seraient alors sénestres et on aurait :

— B_1 B_4 B_7 S_3
— B_2 B_5 S_1 S_4
B_3 B_6 S_2 S_5

La formule de la fleur terminale serait : 5 S = 2 + 2 + 1.

Deschatres a rencontré des fleurs terminales à cinq sépales présentant cette formule. Et il insiste sur le fait que ces calices ont alors l'apparence d'un calice banal à 2 hélices avec 5 S = 3 + 2. Mais son choix est imposé par la présence indiscutable de trois hélices dans les dispositions foliaires sous-jacentes.

Dans l'exemple qui vient d'être décrit, il semble préférable d'évoquer le fonctionnement de deux centres générateurs : la disposition des bractées, avec des contacts parastiques de type 1.2.3, présente l'aspect d'une phyllotaxie à deux hélices. La dernière bractée (B_7) vient s'incorporer sans heurt dans ce tracé.

Il y a aussi une autre possibilité, celle de la création d'un nouveau centre générateur au niveau de B_7. Il y aurait deux hélices avant cette création et trois hélices après, au niveau du calice. Mais puisque B_7 occupe exactement la position d'une bractée dans un système à deux hélices, il ne semble pas que ce mode puisse être envisagé.

Nous pensons que ce cas peut être interprété avec deux hélices, les sépales se disposant en conséquence de la formation d'une bractée supplémentaire sur une hélice. *Cet exemple indique bien que c'est par un mécanisme identique et continu que les bractées et les sépales, bien qu'apparemment différents, sont mis en place par le méristème apical.*

4°) *Présence d'une bractée supplémentaire en position anormale* (fig. 26).

Une fleur terminale possède cinq sépales, dont deux plus élargis avec cinq faisceaux conducteurs au lieu de trois (fig. I). *La disposition n'est plus quinconciale.* Le chevauchement latéral des insertions voisines permet de connaître l'ordre d'apparition des sépales : S_1 est le plus ancien ; puis viennent S_2 et S_3, ensuite S_4, puis S_5.

En considérant la contiguïté, on peut tracer soit deux hélices, soit trois au niveau du calice :

2 hélices dextres { S_1 S_2 S_4 S_5 / S_3 } 5 S = 4 + 1

3 hélices sénestres { S_1 S_3 S_5 / S_2 / S_4 } 5 S = 3 + 1 + 1

L'observation de coupes histologiques permet de déterminer la position exacte des bractées successives.

Après B_1 et B_2 (fig. II), B_3 se trouve situé près de la bractée la plus ancienne B_1, dans le premier espace disponible. Puis B_4 est en position normale. Enfin B_5 réalise encore les conditions de la théorie de M. et

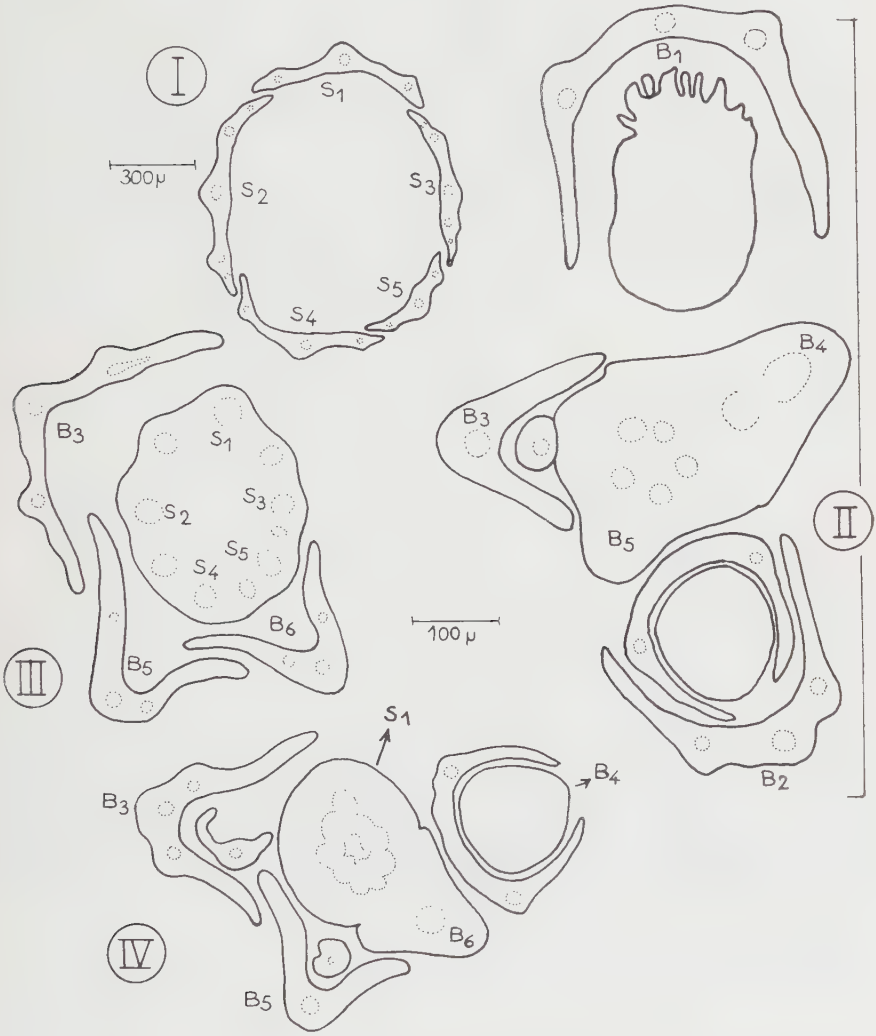


Fig. 26. — Fleur terminale anormale à cinq pétales.

Un sépale S_1 naîtrait avant une bractée B_6.

I. — *Calice*. Possibilité de deux hélices dextres ou de trois hélices sénestres : 5 S = 4 + 1 ou 5 S = 3 + 1 + 1.

II, III et IV. — *Disposition des bractées* (voir texte). Les bractées B_3 et B_5 possèdent un bourgeon axillaire qui a avorté assez tôt ; B_6 est stérile ; B_1, B_2, B_4 possèdent une fleur normalement développée à leur aisselle.

R. Snow. Mais B_6 (fig. IV) n'apparaît pas dans le premier espace disponible. Elle aurait dû naître dans le plus grand espace entre B_4 et B_5, près de B_4, c'est-à-dire, sur la figure, en haut et légèrement à droite et non en bas et à droite, où on la trouve.

Or, cet emplacement où aurait dû se situer B_6 est occupé par le premier sépale S_1 (fig. III et IV). Doit-on en conclure que S_1 est né avant la dernière bractée ? C'est une possibilité qui semble choquante, mais si on se reporte à l'ontogénie d'une fleur terminale normale, elle est susceptible d'être valable. Il a été montré (Phelouzat, 1957) que le passage à la fleur est difficile à saisir, en raison de la *succession régulière* de l'initiation des dernières bractées et des premiers sépales. Aucune transformation dans le fonctionnement de l'apex n'apparaît à ce moment. Nous avons parlé aussi de la croissance intercalaire, secondairement établie, qui sépare le calice des dernières bractées et qui, ainsi, fausse leurs rapports. A l'origine, les derniers organes formés par l'anneau initial sont très proches les uns des autres.

Donc, du point de vue ontogénique, il apparaît possible qu'une hélice forme un sépale alors que l'autre hélice n'a pas encore formé sa dernière bractée.

Ainsi, en poursuivant cette hypothèse de deux hélices, on aurait :

— B_1 B_3 B_5 B_6 S_3

— B_2 B_4 S_1 S_2 S_4 S_5

L'hélice qui porte les quatre sépales est celle qui a fonctionné en premier au niveau de la fleur.

Les phénomènes de contiguïté se manifestent régulièrement. La loi du premier espace disponible indique que S_2 est bien le second sépale, il est situé dans le plus grand espace entre B_6 et S_1, près de S_1 le plus ancien, et au-dessus de B_3 formé depuis longtemps (fig. III).

Cette explication, résolvant la phyllotaxie en *deux hélices dextres,* bien qu'assez hasardeuse puisqu'elle fait naître un sépale avant la dernière bractée, s'accorde cependant avec la théorie de M. et R. Snow, avec la théorie des hélices foliaires, le mode de préfloraison et les connaissances sur l'ontogénie de la fleur terminale chez l'Aigremoine.

Le tracé de trois hélices foliaires sénestres, qui a été envisagé dans le calice, donne la succession suivante :

— B_1 B_4 B_6 S_4

B_2 B_5 S_2

B_3 S_1 S_3 S_5

Il s'établit avec autant de facilité et obligatoirement fait retrouver la naissance de B_6, postérieure à celle de S_1.

La connaissance des contacts parastiques de type 1.2.3 est le seul fait qui incline à préférer la solution des deux hélices dextres, terminaison caractéristique d'une inflorescence où les contacts sont de ce type.

B. — Fleur terminale à quatre sépales

La fleur terminale à quatre sépales se rencontre quelquefois. Plusieurs types ont pu être observés.

— *Premier type :* Exemple, fig. 27.

La coupe histologique est celle d'une fleur terminale jeune.

Les bractées présentent la disposition caractéristique, par groupe de deux : B_1 — B_2, B_3 — B_4 ; mais les deux dernières ne sont pas insérées au même niveau. La loi de M. et R. Snow détermine S_1 comme étant le premier sépale et S_2 comme étant le second.

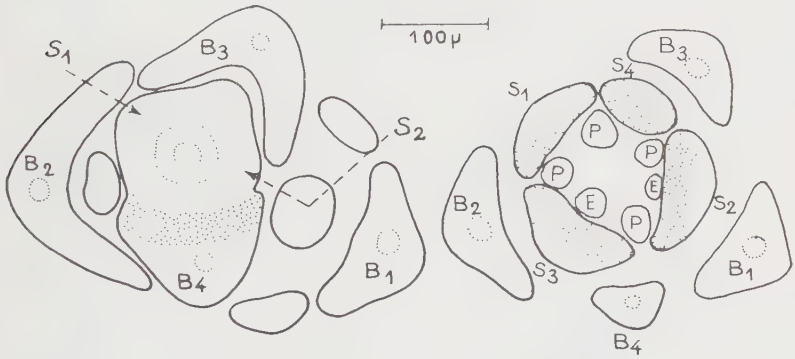


Fig. 27. — Fleur terminale à quatre sépales.

Disposition des bractées et des sépales sur deux hélices dextres : B_1, B_3, S_1, S_3 et B_2, B_4, S_2, S_4.

A gauche, coupe histologique près de l'insertion des bractées ; *à droite,* coupe au niveau de la fleur. — Les parties méristématiques des bractées et des sépales sont en pointillé. Au centre de la fleur, 4 pétales (P.) et 2 étamines (E.) sont formés.

Deux hélices dextres peuvent être tracées sur les bractées ; elles se poursuivent dans le calice :

— B_1 B_3 S_1 S_3

— B_2 B_4 S_2 S_4

S_4, encore entièrement méristématique, est bien le plus jeune sépale.

La formule phyllotaxique de la fleur s'exprime alors ainsi : 4 S = 2 + 2.

— *Second type :* Exemple, figure 28, I.

Un cas analogue au précédent montre que l'hélice qui présente une avance au niveau de la fleur : B_1, S_1, S_3 (S_1 étant dans le premier espace disponible), possède un dernier sépale qui est *double.* Elargi, il a cinq faisceaux conducteurs principaux au lieu de trois, et deux petites pointes à son sommet.

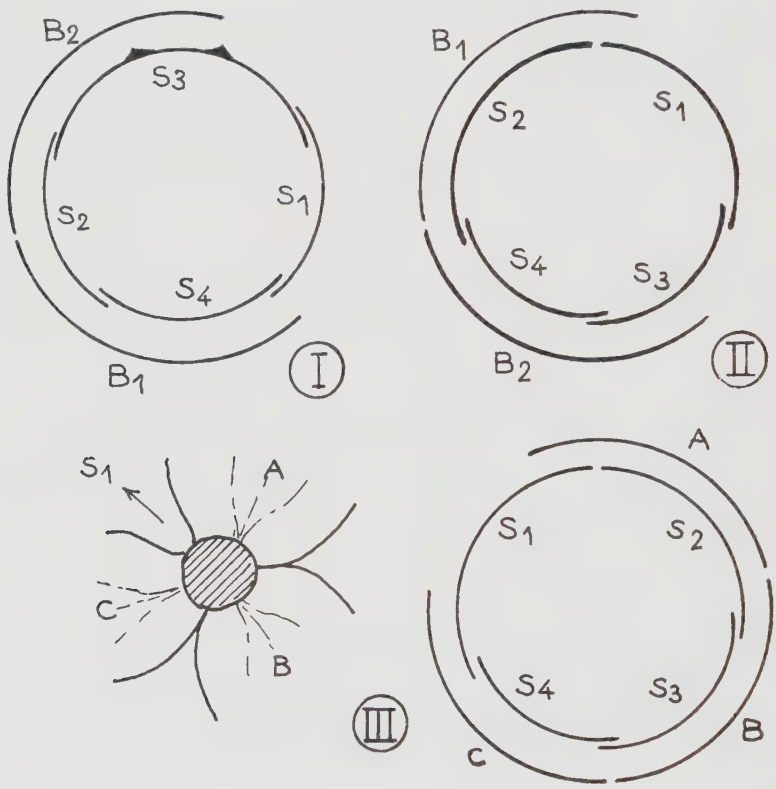


Fig. 28. — Fleurs terminales à quatre sépales.

I. — *2 hélices dextres* : B_1, S_1, S_3 et B_2, S_2, S_4 (4 S = 2 + 2). Le sépale S_3 est double ; il appartient à l'hélice qui a fonctionné en premier dans le calice.

II. — *2 hélices sénestres* : B_1, S_1, S_3, S_4 et B_2, S_2 (4 S = 3 + 1). L'hélice qui a fonctionné en premier au niveau du calice porte trois sépales.

III. — *3 hélices dextres* : A, S_1, S_4 - B, S_2 - C, S_3 (4 S = 2 + 1 + 1). Il y a trois centres générateurs indiqués par la présence de trois bractées disposées en verticille (figure de gauche). L'hélice qui a fonctionné en premier porte deux sépales.

Les calices des fleurs représentées sur les figures II et III ont le même mode de préfloraison, mais se résolvent l'un avec deux, l'autre avec trois hélices.

On peut considérer cette fleur comme un cas intermédiaire entre une fleur à 4 sépales, avec 4 S = 2 + 2 et la fleur normale à 5 sépales avec 5 S = 3 + 2.

— *Troisième type :* Exemple, figure 28, II.

L'extrémité de l'inflorescence présente *deux hélices sénestres.* Les deux dernières bractées, B_1 et B_2, sont dans la position rapprochée caractéristique. Elles s'insèrent sensiblement au même niveau. Dans la fleur, deux sépales, S_1 et S_2, sont plus grands que les autres.

D'après la théorie de M. et R. Snow, le premier sépale est S_1, le second S_2. L'hélice tracée avec B_1 — S_1 se poursuit avec S_3 et S_4, tandis que l'autre hélice, tracée avec B_2 — S_2, ne va pas au-delà. On peut supposer que les sépales S_1 et S_2, *élargis,* ont occupé la totalité de l'anneau initial de ce côté, ne laissant pas la possibilité d'un second sépale sur l'hélice qui porte S_2.

Les deux hélices forment successivement :

— B_1 S_1 S_3 S_4
— B_2 S_2

L'hélice qui porte les trois sépales est celle qui a fonctionné en premier dans le calice.

La formule phyllotaxique de la fleur est alors : 4 S = 3 + 1.

Plusieurs cas analogues ont été rencontrés.

— *Quatrième type :* Exemple, figure 28, III.

La fleur présente *le même type de préfloraison* que celui de l'exemple précédent, avec 4 S = 3 + 1 et deux hélices sénestres.

Mais ici, les sépales sont approximativement de même taille et la présence de *trois bractées en verticille* sous le réceptacle (figure de gauche) *impose le fonctionnement de trois centres générateurs.* L'analyse de l'extrémité de l'inflorescence a d'ailleurs montré *trois hélices dextres,* le tracé de deux hélices n'étant pas possible, par absence de contiguïté entre les bractées numérotées de 2 en 2.

On peut poursuivre facilement le tracé des trois hélices au niveau du calice. La théorie de M. et R. Snow désigne S_1 comme étant le premier sépale formé. Il est en effet, avec S_2, le plus externe.

On a successivement :

— A S_1 S_4
— B S_2
— C S_3

et on arrive à la formule : 4 S = 2 + 1 + 1.

Ainsi, *deux calices identiques quant à leur mode de préfloraison peuvent se résoudre en deux ou trois hélices.* On retrouve le phénomène décrit

par DESCHATRES. Cet exemple montre bien qu'il est indispensable de connaître la phyllotaxie des bractées précédant le calice avant de décider d'un mode possible de répartition des sépales.

C. — Fleur terminale à trois sépales

La fleur terminale à trois sépales se rencontre assez rarement. Cependant, plusieurs types ont pu être observés.

— *Premier type :* Exemple, figure 29, I.

Le calice est composé de *trois sépales égaux, contigus, insérés en un verticille* (figure du haut).

Sous la fleur, un groupe de *trois bractées* (figure du bas) réunies dans des insertions très proches peut indiquer la présence de *trois hélices* qui se poursuivent au niveau du calice en donnant un sépale chacune.

On a :

— A S_1
— B S_2
— C S_3

La formule phyllotaxique de la fleur est : $3\ S = 1 + 1 + 1$.

— *Second type :* Exemple, figure 29, II.

La terminaison d'une inflorescence présente, dans la région où se situe la « diminution des contacts parastiques », brusquement, une bractée-double marquant une augmentation du nombre des centres générateurs. Au-dessus, *trois hélices dextres* peuvent alors être tracées.

Juste avant la fleur terminale, il y a un groupe de trois bractées séparées par de courts entre-nœuds, puis un verticille de trois bractées (A', B', C') et, en alternance, un autre verticille de trois bractées (A, B, C) dont deux sont soudées sur un tiers de leur hauteur (B et C, figure du bas).

Ce verticille précède une fleur terminale à trois sépales (figure du haut). Un sépale (S_2) est « double ». Anormalement élargi, il a presque la valeur de deux sépales, mais aucun pétale n'apparaît à son aisselle.

Au niveau du calice, il est possible de poursuivre les *trois hélices dextres* tracées sur les bractées :

— A S_1
— B S_2
— C S_3

avec $3\ S = 1 + 1 + 1$.

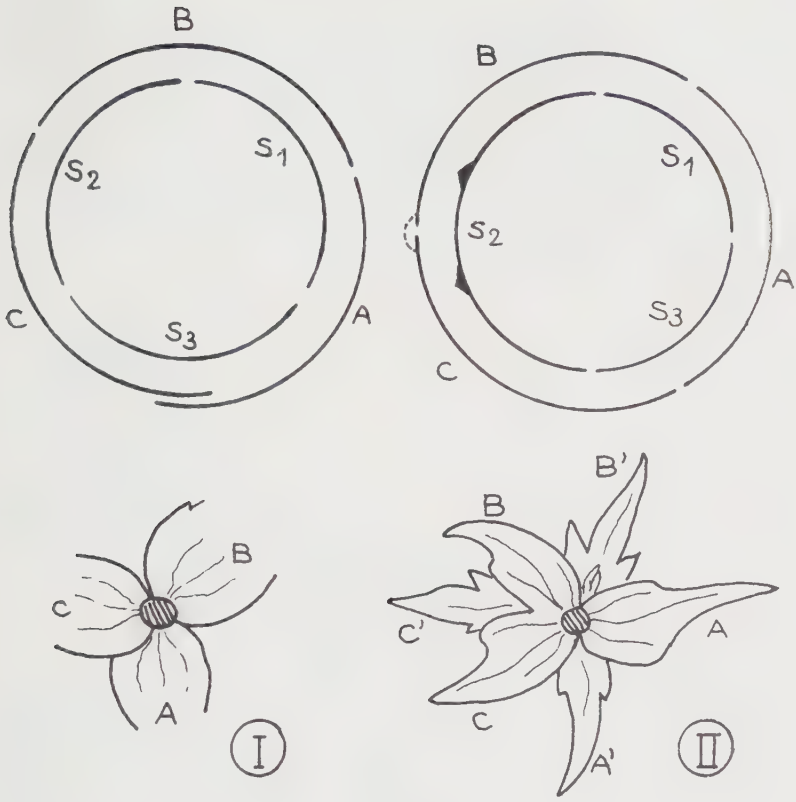


Fig. 29. — Fleurs terminales à trois sépales.

I. — *En haut,* diagramme d'insertion ; *en bas,* trois bractées (A, B, C) s'insèrent presque en verticille à la base du réceptacle. Il y a trois hélices à un sépale : 3 S = 1 + 1 + 1.

II. — *En haut,* diagramme d'insertion, le sépale S_2 est double ; *en bas,* deux verticilles successifs de trois bractées (A, B, C — A', B', C'), s'insèrent sous le réceptacle. Les bractées B et C présentent une partie commune qui peut s'expliquer par la croissance simultanée de deux primordiums très proches l'un de l'autre. Il y a trois hélices à un sépale : 3 S = 1 + 1 + 1.

D. — Fasciation de la fleur terminale

Lorsqu'une inflorescence est fasciée, elle peut porter une fleur terminale anormale. Le méristème ellipsoïdal de l'inflorescence engendre une fleur élargie.

Dans les exemples qui vont être décrits (fig. 30), le réceptacle est allongé transversalement. Il présente, extérieurement, deux dépressions longitu-

dinales opposées qui déterminent une séparation en deux masses, simulant deux fleurs accolées (fig. I). Mais une coupe transversale dans le réceptacle (fig. III) montre une seule cavité renfermant quatre graines. C'est donc ce que l'on peut appeler une « fasciation » de la fleur.

Au sommet de la couronne d'aiguillons, le calice comporte *onze sépales*.

Le tracé phyllotaxique des bractées, occupant la partie supérieure de la fasciation sur l'inflorescence, n'a pu être déterminé précisément. Mais la connaissance de fasciations analogues permet de penser qu'il y a obligatoirement plus de deux hélices bractéales.

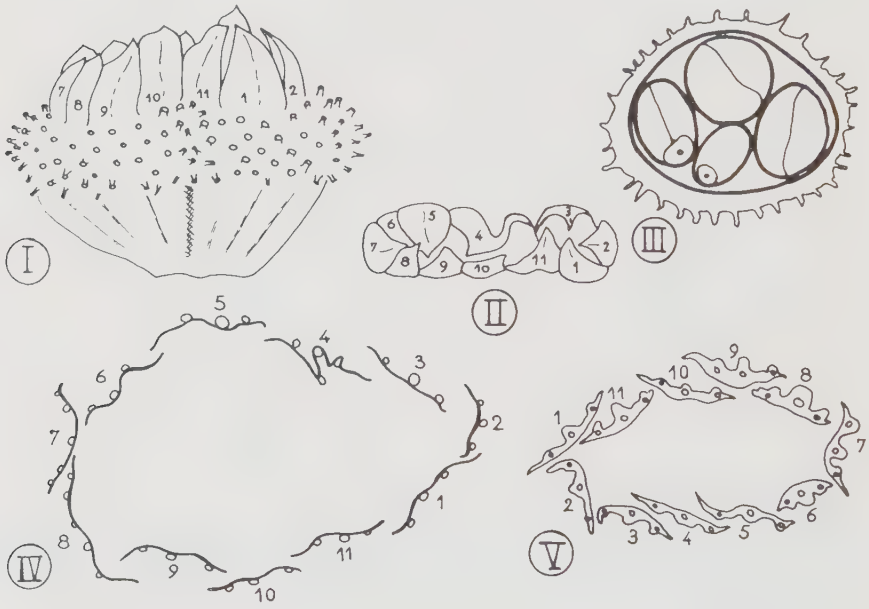


Fig. 30. — Fleurs terminales fasciées.

I, II, III et IV. — *Fleur fasciée.* Le réceptacle élargi (I) présente une dépression axiale, simulant deux fleurs accolées, mais il est formé d'une seule cavité qui renferme quatre graines (III). La disposition des onze sépales (II et IV) permet de tracer quatre hélices dextres ou sept hélices sénestres.

V. — *Autre exemple de fleur* fasciée à onze sépales avec la possibilité de trois hélices dextres ou huit hélices sénestres (cette fleur ne présente que deux graines).

Le mode de préfloraison des sépales et les rapports de contiguïté qu'ils présentent permettent de déterminer des solutions possibles dans leur phyllotaxie.

1er exemple : figure 30, I à IV.

La coupe histologique représentée sur la figure IV montre qu'il est possible de tracer soit 4 hélices dextres, soit 7 hélices sénestres.

— 4 hélices dextres, avec 11 S = 4 + 3 + 2 + 2 :

S_1 — S_2 — S_3 — S_4 ; S_5 — S_6 ; S_7 — S_8 — S_9 ; S_{10} — S_{11}

— 7 hélices sénestres, avec 11 S = 2 + 2 + 2 + 2 + 1 + 1 + 1 :

S_1 — S_{11} ; S_{10} — S_9 ; S_8 ; S_7 — S_6 ; S_5 — S_4 ; S_3 ; S_2

2e exemple : figure 30, V.

Cet autre exemple, lui aussi à onze sépales, montre une disposition toute différente des pièces du calice. Dans ce cas, il est possible de tracer, soit 3 hélices dextres, soit 8 hélices sénestres :

— 3 hélices dextres, avec 11 S = 6 + 3 + 2 :

S_1 — S_2 — S_3 — S_4 — S_5 — S_6 ; S_7 — S_8 ; S_9 — S_{10} — S_{11}

— 8 hélices sénestres, avec 11 S = 2 + 2 + 2 + 1 + 1 + 1 + 1 + 1 :

S_1 — S_{11} ; S_{10} ; S_9 — S_8 ; S_7 — S_6 ; S_5 ; S_4 ; S_3 ; S_2

L'important, ici, n'est pas de déterminer avec certitude le nombre d'hélices de ces fleurs anormales, puisqu'il n'est pas possible d'avoir les données relatives à la phyllotaxie des bractées sous-jacentes, mais de montrer que *les cas d'augmentation dans le nombre des pièces du calice des fleurs terminales n'ont été rencontrés que dans les exemples de fasciation.* Aucune terminaison normale d'inflorescence avec des contacts parastiques de type 1.2.3 ou 2.3.5 n'a montré de fleur terminale dont le nombre de sépales excédât cinq.

De plus, ces exemples indiquent que la théorie des hélices foliaires multiples s'applique encore à des phénomènes anormaux, et qu'une hélice peut prolonger son fonctionnement si la taille de l'anneau initial lui en donne la possibilité (fig. V, une hélice formerait S_1, S_2, S_3, S_4, S_5, S_6 sur près de la moitié de l'anneau initial).

Résumé des observations relatives a la fleur terminale

— *Les sépales sont les dernières productions de nature foliaire.* L'anneau initial les initie successivement en répartissant leurs insertions en un faux-verticille.

— *La position des premiers sépales est déterminée par la loi du « premier espace disponible ».* Ils pourraient être des pièces foliaires si l'inflo-

rescence n'entrait alors dans sa phase florale terminale. Les sépales suivants occupent la partie non encore utilisée de l'anneau initial.

— *Les hélices tracées sur les dernières bractées de l'inflorescence poursuivent leur trajet régulier, respectant successivement une valeur de contiguïté comparable, jusqu'au dernier sépale du calice.*

— *La fleur terminale de l'Aigremoine possède normalement cinq sépales répartis sur deux hélices.*

— Des types de fleurs à quatre et à trois sépales peuvent présenter soit deux, soit trois hélices.

— La fasciation de la fleur terminale, formée par un méristème élargi, montre un calice comportant plus de cinq pièces. Les hélices peuvent être tracées à leur niveau.

III. — FLEUR LATERALE

Le méristème axillaire d'une bractée, après avoir atteint un volume suffisant, fournit, par son *anneau initial,* tout d'abord deux bractéoles stériles, et immédiatement après le calice de la fleur (PHELOUZAT, 1958).

Les deux bractéoles naissent, le plus souvent, simultanément. Elles ne sont pas véritablement opposées, mais plus proches de l'axe principal que

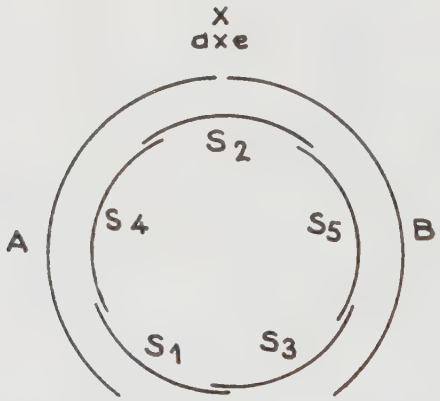


Fig. 31. — Fleur latérale normale à cinq sépales.

Deux bractéoles (A et B), insérées au même niveau, sont rapprochées du côté de l'axe. Deux hélices dextres : A, S_1, S_3, S_5 et B, S_2, S_4. — S_1 est le premier sépale, formé dans le « premier espace disponible » après la mise en place des bractéoles. Il est, de plus, en contiguïté avec l'une d'elles (A). La formule phyllotaxique est 5 S = 3 + 2 et l'hélice qui porte les trois sépales est celle qui a fonctionné en premier au niveau du calice.

de la bractée (fig. 31). Des deux sépales les plus externes S_1 et S_2, la théorie du premier espace disponible détermine S_1 comme étant le premier. Il naît en contiguïté avec la bractéole A, et S_2 naît en contiguïté avec la bractéole B. Les *deux centres générateurs* qui avaient fourni simultanément les deux bractéoles poursuivent leur activité pour distribuer les pièces du calice, ainsi réparties sur *deux hélices* :

$$\begin{array}{ccccccc} A & — & S_1 & — & S_3 & — & S_5 \\ B & — & & S_2 & — & S_4 & \end{array}$$

La fleur latérale avec ses deux bractéoles est identique à la fleur terminale avec les deux bractées stériles insérées à la base de son réceptacle.

La phyllotaxie peut y être exprimée de manière identique : *deux hélices répartissent bractéoles et sépales, en accord avec les lois de contiguïté. La position des deux premiers sépales est déterminée par la théorie du « premier espace disponible ». Les hélices respectent le mode de préfloraison quinconciale ; celle qui porte trois sépales est celle qui a montré une avance au niveau du calice.*

Sur une inflorescence normale, les anomalies florales sont rares. Celles qui ont été étudiées proviennent d'inflorescences fasciées. Il n'a pas été rencontré de fleurs latérales avec moins de cinq pièces au calice, tandis qu'un nombre supérieur à cinq est un phénomène assez fréquent.

Très rarement les fleurs anormales se situent à l'aisselle d'une bractée normale (deux cas seulement de fleurs à six sépales). C'est généralement le méristème axillaire d'une bractée anormale : « bractée-double », qui leur donne naissance.

A. — Anomalies phyllotaxiques de la fleur latérale

1° Fleur a six sépales et deux bractéoles

— *Premier type* : figure 32, I et II.

La fleur possède 6 sépales et 2 bractéoles. La présence de ces deux bractéoles, nées simultanément, évoque l'intervention de deux centres générateurs, mais le calice, par son mode de préfloraison, ne peut se résoudre en deux hélices, que l'on essaie d'utiliser un sens dextre ou un sens sénestre. Il est nécessaire d'en faire intervenir trois, et ceci impose la naissance d'un centre générateur supplémentaire au niveau du calice.

L'analyse du diagramme (fig. 32, I) montre que S_1 et S_2 sont les sépales les plus anciens, et, selon la théorie du premier espace disponible, S_1 est antérieur à S_2. Ensuite sont nés S_3 et S_4, et enfin S_5 et S_6.

Si l'on compare la position de ces pièces avec celle d'une fleur normale (fig. 31), on voit que :

— S_2, sépale postérieur, correspond au premier sépale d'une hélice ;

— S_3 est à l'emplacement où se situe le premier sépale de l'autre hélice ;

— S_1 serait, alors, le premier sépale d'une hélice supplémentaire.

La phyllotaxie de cette fleur peut s'exprimer ainsi, selon *trois hélices dextres* :

S_1 S_4 S_6
B S_2 S_5
A S_3

et la formule phyllotaxique est : 6 S = 3 + 2 + 1.

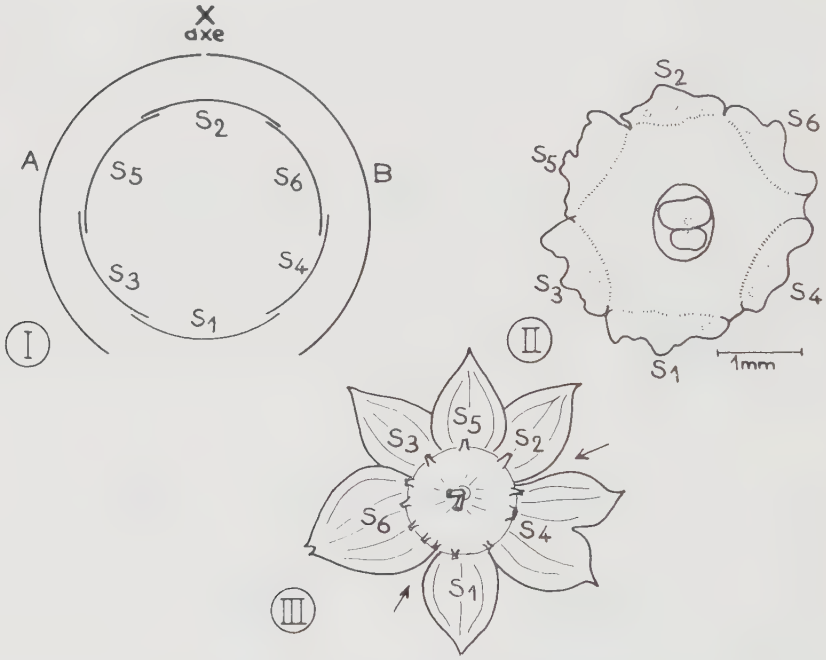


Fig. 32. — Fleurs latérales à six sépales et deux bractéoles.

I. — Les six sépales se répartissent sur trois hélices dextres ou sénestres : 6 S = 3 + 2 + 1. L'hélice supplémentaire naissant au niveau de S_1, premier sépale formé, porte trois sépales.

II. — Coupe histologique dans une fleur identique à celle de la figure II. — S_4 est isolé à son insertion. Il y aurait trois hélices sénestres : S_1, S_3, S_5 — S_2, S_6 — S_4 avec 6 S = 3 + 2 + 1.

III. — Fleur avec deux sépales doubles (S_4 et S_6) et trois hélices dextres : S_1, S_4 — S_2, S_5 — S_3, S_6 avec 6 S = 2 + 2 + 2. Il y a rupture de contiguïté (flèches) entre S_1 et S_6 et entre S_2 et S_4.

Pour les trois figures, l'axe de l'inflorescence est situé en haut, en face de chaque fleur, et les deux bractéoles A et B sont dans la position indiquée par la figure I.

Il est à remarquer qu'un *tracé sénestre* conduit au même résultat, avec 6 S = 3 + 2 + 1 :

S_1 S_3 S_5
A S_2 S_6
B S_4

L'hélice qui porte le plus grand nombre de sépales est celle qui a fonctionné en premier dans le calice. Elle est l'hélice nouvelle créée par la naissance d'un centre générateur supplémentaire. Son premier élément, S_1, occupe la position qu'aurait pu prendre une troisième bractéole.

Il est beaucoup plus incertain de déterminer la phyllotaxie d'une fleur latérale que celle d'une fleur terminale pour laquelle on dispose de l'indication donnée par de nombreuses bractées sous-jacentes.

La solution de *trois hélices* ne paraît pas impossible. Plusieurs cas de préfloraison identique ont été observés. Mais, pour que le choix de trois hélices puisse être adopté sans restriction, il eut été nécessaire de rencontrer ce même type de fleur avec trois bractéoles, en verticille, sur le pédoncule.

Cependant, l'observation de coupes histologiques réalisées dans une fleur analogue au cas décrit peut apporter un appui à l'hypothèse formulée.

La figure II représente le niveau de l'insertion des six sépales. *Un sépale isolé* (S_4) *ne montre aucune contiguïté avec les autres pièces du calice.* Une comparaison avec le diagramme de la figure I indique que S_4 est la pièce unique d'une des trois hélices, mais dans un tracé sénestre pour cet échantillon.

— *Second type* : figure 32, III.

La fleur possède deux bractéoles et six sépales, dont deux sont doubles (S_4 et S_6).

En tenant compte de l'âge des sépales (S_1, S_2 et S_3 sont les plus anciens) et aussi en considérant l'interruption dans la contiguïté qui existe entre S_4 et S_2 d'une part et entre S_6 et S_1 d'autre part, le tracé de deux hélices n'est pas possible.

Par contre, facilement, *trois hélices dextres* répartissent les différents sépales :

— S_1 S_4
— S_2 S_5
— S_3 S_6

Avec ce nouveau mode de préfloraison, on a 6 S = 2 + 2 + 2. Le dernier sépale de deux des hélices est double, et on peut penser que ce cas serait une transition vers un nombre de sépales plus élevé (fleur à 8 sépales).

2° Fleur a six sépales et trois bractéoles (fig. 33)

Plusieurs cas identiques ont été rencontrés. Les trois bractéoles sont insérées au même niveau. Il y a deux bractéoles latérales et une bractéole dite « postérieure » située vers l'axe (figure de gauche).

L'examen du diagramme (figure de droite) montre que les sépales sont disposés selon deux verticilles.

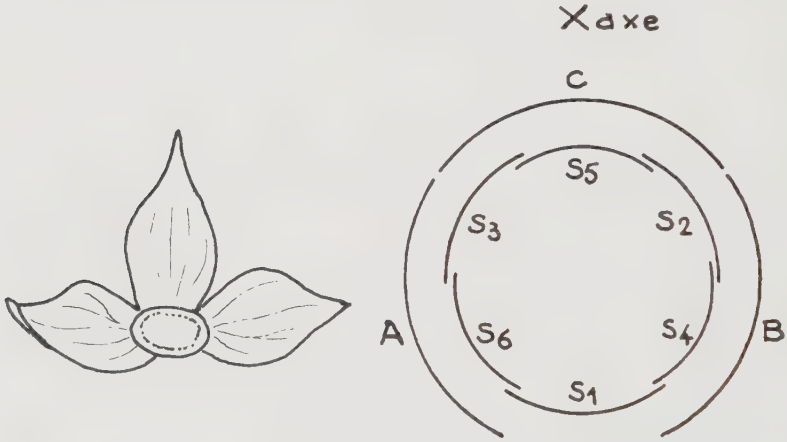


Fig. 33. — Fleur à six sépales et trois bractéoles.
Trois hélices dextres ou sénestres répartissent les bractéoles et les sépales en verticilles de trois pièces. 6 S = 2 + 2 + 2.
A gauche, dessin des bractéoles représentées sur le diagramme en A, B et C.

Il y a donc successivement trois verticilles de trois pièces, régulièrement en alternance. Ce fait est dû au fonctionnement de trois centres générateurs. Il y a *trois hélices dextres ou sénestres* :

—	A	S_1	S_4
—	B	S_2	S_5
—	C	S_3	S_6

La formule phyllotaxique de la fleur est : 6 S = 2 + 2 + 2.

3° Fleur a sept sépales et trois bractéoles (fig. 34)

Une fleur, située à l'aisselle d'une bractée-double, dont les limbes sont libres, possède trois bractéoles, et sept sépales normaux composent son calice (figure de gauche).

Le réceptacle a une section sensiblement triangulaire ; il renferme trois graines. Une légère dépression extérieure parcourt longitudinalement la face située vers l'axe principal (figure du centre).

La première bractéole (b_1) est située juste au-dessus de la bractée-double. Les deux autres bractéoles (b_2 et b_3) s'insèrent légèrement plus haut, sur le côté (figure de droite).

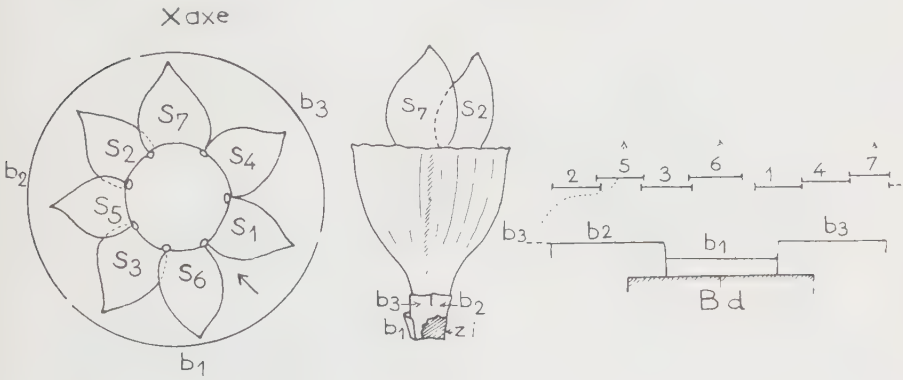


Fig. 34. — Fleur latérale à sept sépales et trois bractéoles.

A gauche, diagramme ; *au centre,* aspect du réceptacle et, *à droite,* disposition phyllotaxique.

Le réceptacle, élargi, possède une dépression longitudinale. A sa base, s'insèrent trois bractéoles (b_1, b_2, et b_3). Les sept sépales et les bractéoles se répartissent sur trois hélices dextres avec $7\ S = 3 + 2 + 2$.

(B. d., bractée-double ; z. i., zone d'insertion de la fleur sur l'inflorescence).

Le calice, formé de sept pièces, montre un intervalle entre S_1 et S_6. Les sépales S_7, S_5 et S_6, situés plus à l'intérieur, apparaissent comme étant les plus récents.

La présence de trois bractéoles suggère la possibilité de trois centres générateurs. En effet, on peut tracer facilement trois hélices dextres :

—	b_1	S_1	S_4	S_7
—	b_3	S_2	S_5	
—	b_2	S_3	S_6	

La formule phyllotaxique est : $7\ S = 3 + 2 + 2$.

L'hélice qui porte b_1, la plus ancienne des bractéoles, groupe ensuite trois sépales du calice. On retrouve le phénomène ayant trait à l'avance d'une hélice dans l'initiation des pièces du calice.

Les règles de contiguïté sont vérifiées sur chacune des trois hélices.

4° Fleur a dix sépales et quatre bractéoles (fig. 35)

A l'aisselle d'une bractée-double, une fleur possède un *réceptacle élargi*, contenant quatre graines. Sur le court pédoncule, *un verticille de quatre bractéoles* indique le fonctionnement synchrone de *quatre centres générateurs* (fig. III).

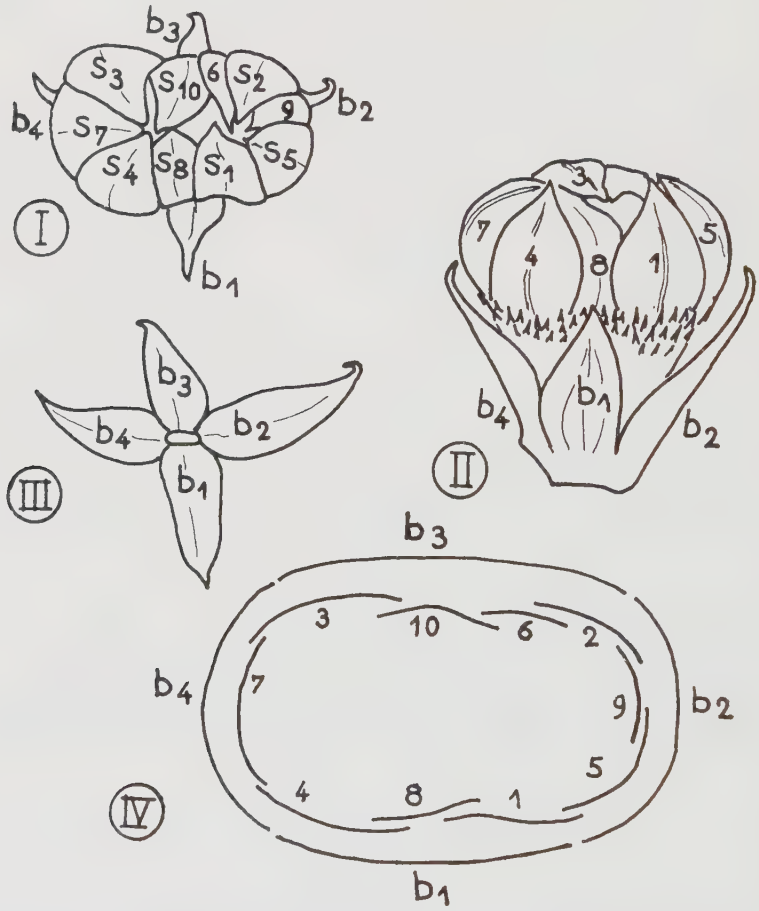


Fig. 35. — Fleur latérale à dix sépales et quatre bractéoles.

I. — La fleur vue de dessus ; II. — La fleur vue de profil.

III. — Les quatre bractéoles (b_1, b_2, b_3, b_4) s'insèrent en un verticille.

IV. — Le diagramme montre la possibilité de quatre hélices dextres : b_1, 1, 5, 9 — b_2, 2, 6, 10 — b_3, 3, 7 — b_4, 4, 8, avec la formule phyllotaxique, $10\ S = 3^2 + 3 + 2 + 2$.

Le calice est composé de dix sépales normaux et leur répartition permet de tracer, sans aucune difficulté, *quatre hélices dextres* (fig. I, II et IV) :

— b_1	S_1	S_5	S_9
— b_2	S_2	S_6	S_{10}
— b_3	S_3	S_7	
— b_4	S_4	S_8	

La formule phyllotaxique est : $10\ S = 3 + 3 + 2 + 2$.

Le tracé dextre, avec quatre hélices, est le plus simple ; un tracé sénestre ferait intervenir deux centres générateurs supplémentaires au niveau du calice.

5° Deux fleurs, adhérant par leur réceptacle, sont a l'aisselle d'une seule bractée (fig. 36)

A l'aisselle d'une bractée-double, deux fleurs de taille inégale, sont libres par leurs périanthes et possèdent en commun un seul réceptacle et un seul pédoncule portant quatre bractéoles. Le réceptacle est creusé de deux cavités, mais il forme une masse unique.

— *Fleur la plus petite.*

Elle possède cinq sépales normaux (marqués en S'), disposés en préfloraison quinconciale. La contiguïté que manifestent les sépales externes (S'_1 et S'_2) avec deux des bractéoles (b_1 et b_4) peut marquer deux hélices dextres qui se poursuivent ainsi :

— b_1	S'_1	S'_3	S'_5
— b_4	S'_2	S'_4	

La formule phyllotaxique est $5\ S = 3 + 2$.

— *Fleur la plus volumineuse.*

Elle possède cinq sépales, dont l'un est double (S_3). La préfloraison est quinconciale.

Deux bractées, b_2 et b_3, n'ont pas été utilisées dans le tracé précédent. Les deux centres générateurs qu'elles évoquent conduisent à la possibilité suivante :

— b_2	S_1	S_3	S_5
— b_3	S_2	S_4	

avec $5\ S = 3 + 2$.

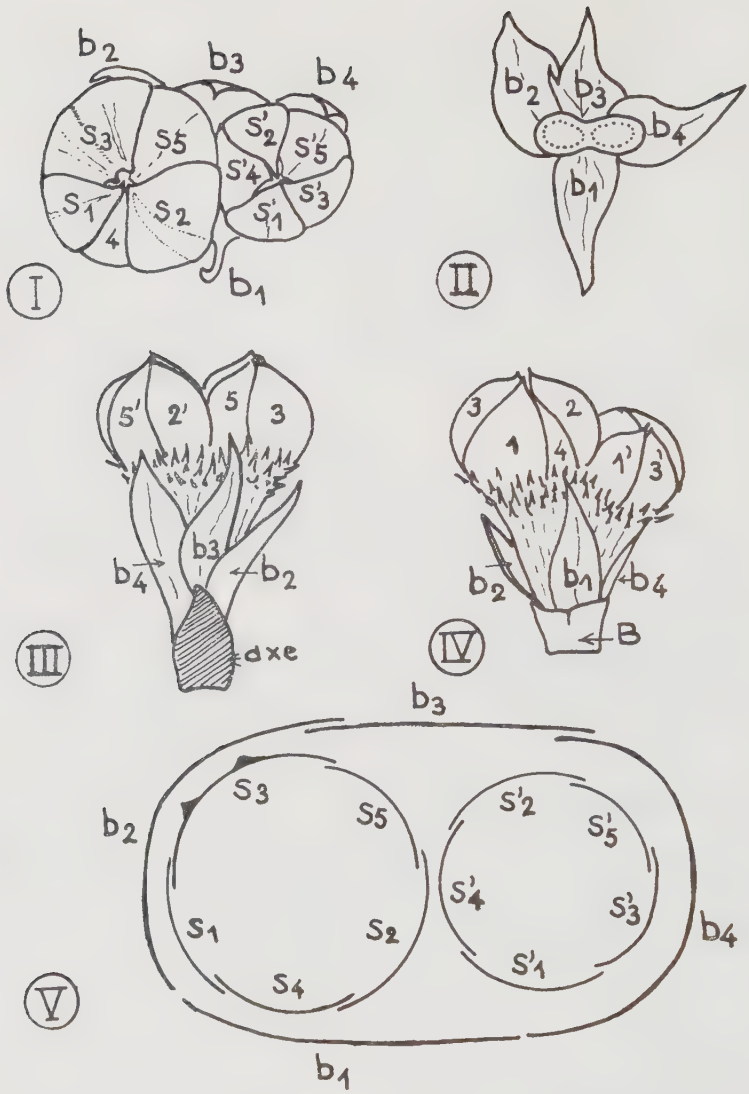


Fig. 36. — Deux fleurs, adhérant par leur réceptacle, situées à l'aisselle d'une seule bractée.

I. — Le complexe floral vu de dessus montre deux périanthes de taille inégale (les sépales de la fleur la plus petite sont exprimés en S').

II. — Quatre bractéoles (b_1, b_2, b_3, b_4) s'insèrent sur le pédoncule.

III et IV. — Le complexe floral vu de profil montre le réceptacle unique et les rapports de contiguïté que présentent les bractéoles et les sépales.

V. — Le diagramme d'insertion permet de tracer, à partir de b_1 et b_4, deux hélices dextres répartissant les sépales de la fleur la plus petite (b_1, S'_1, S'_3, S'_5 — b_4, S'_2, S'_4) et trois hélices dextres pour la fleur la plus volumineuse (b_2, S_1, S_4 — b_3, S_3 — S_2, S_5).

Pour les figures I, II et V, l'axe de l'inflorescence est situé vers le haut. B, fig. IV, est la bractée sectionnée.

Mais la course de ces deux hélices est beaucoup trop aberrante pour être retenue. Il semble indispensable de supposer la création d'un troisième centre générateur. Trois hélices dextres répartissent, ainsi, les sépales :

— b_2 S_1 S_4
— b_3 S_3
— S_2 S_5

avec 5 S = 2 + 2 + 1. Le sépale double est alors la seule pièce d'une hélice.

6° Deux fleurs, indépendantes, sont juxtaposées a l'aisselle d'une seule bractée (sans figure)

Une bractée-double peut axiller deux fleurs indépendantes depuis leur base. Chaque pédoncule porte deux bractéoles et le calice de chaque fleur, avec cinq sépales en préfloraison quinconciale, montre deux hélices.

Ainsi, en comparaison avec l'exemple précédent, on peut imaginer qu'ici le méristème s'est dissocié très tôt avant la naissance des bractéoles, ou même que deux méristèmes indépendants se sont formés à l'aisselle d'une seule bractée.

Dans les exemples que nous avons rencontrés, assez souvent une seule des deux fleurs se développe ; elle est normale. Le méristème de l'autre fleur avorte après avoir formé une ou deux bractéoles.

Résumé et conclusions

1. — Le calice de la fleur latérale normale, avec cinq sépales en préfloraison quinconciale, présente *deux hélices dextres ou sénestres*, débutant au niveau des deux bractéoles portées par le pédoncule.

2. — *Les fleurs latérales anormales* sont presque toujours situées à l'aisselle d'une *bractée-double*. Cette bractée, nous l'avons vu, est la manifestation du dédoublement d'un centre générateur.

3. — *La phyllotaxie des fleurs anormales* peut, dans tous les cas, s'exprimer en *hélices foliaires*.

4. — Les différents cas rencontrés montrent qu'à l'aisselle d'une bractée anormale, en même temps que se manifeste une augmentation dans le nombre des sépales, il se produit une *tendance à la réalisation de deux fleurs* :

— *une seule fleur* peut avoir six à dix sépales. Sa forme est celle d'une fleur à cinq sépales et, pour les fleurs de sept à dix sépales, le réceptacle est élargi et aplati ;

— *deux périanthes isolés* au sommet d'un réceptacle unique creusé de

deux cavités, lui-même porté par un seul pédoncule, forment un complexe floral ;

— enfin, *deux fleurs juxtaposées, normales, indépendantes* dès la base de leurs pédoncules, sont issues du fonctionnement de deux méristèmes axillaires.

5. — Nous avons décrit, à propos des observations phyllotaxiques, plusieurs types de bractées-doubles, selon que les limbes sont libres ou unis sur une plus ou moins grande hauteur. Une bractée aux limbes entièrement indépendants ne manifeste pas un stade plus évolué qu'une bractée aux limbes encore unis. En effet, dans les cas étudiés, une fleur dont le nombre de sépales est élevé peut être à l'aisselle d'une bractée dont les limbes sont unis et, de plus, les exemples qui montrent deux fleurs indépendantes peuvent correspondre, indifféremment, à une bractée dont les limbes sont libres ou à une bractée dont les limbes sont unis.

B. — Ontogénie des anomalies florales

Il est assez difficile de connaître l'ontogénie de telles anomalies. Les quelques observations que nous avons pu faire se situent sur des coupes

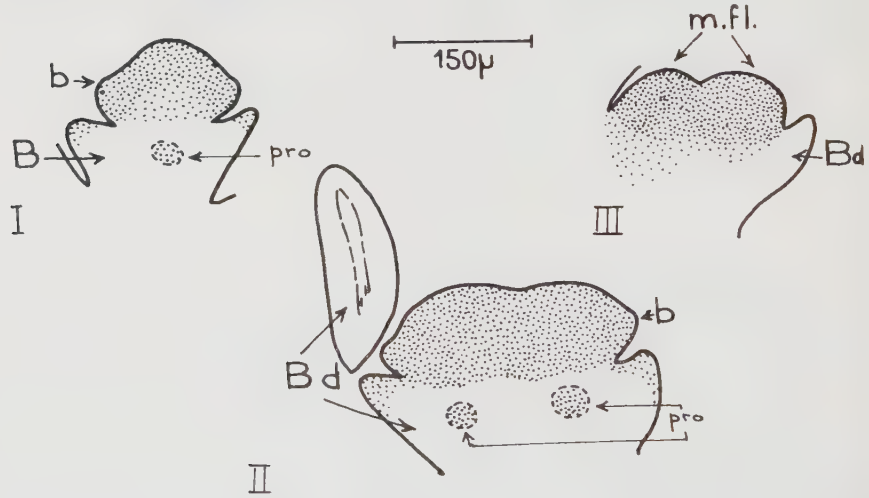


Fig. 37. — Méristème axillaire d'une bractée-double et d'une bractée normale (section suivant un plan tangentiel à l'inflorescence).

I. — La bractée normale ne présente qu'un cordon de procambium.

II. — La bractée-double présente deux cordons de procambium. Le méristème qu'elle axille, élargi, se scinde en deux méristèmes indépendants, après avoir formé les deux bractéoles.

III. — Le méristème floral s'est dissocié avant la formation des bractéoles. Il donnera deux fleurs isolées dès la base de leurs pédoncules.

(b., bractéole ; B., bractée normale ; B. d., bractée-double ; m. fl., méristème floral ; pro., procambium).

histologiques d'inflorescences construisant une fasciation rubanée. En effet, les fasciations sont riches en bractées anormales et les méristèmes qu'elles axillent ne présentent pas l'aspect habituel.

La figure 19, V, a montré que le méristème axillaire d'une bractée double est *élargi*.

La figure 37, II (section tangentielle dans une inflorescence fasciée) met en évidence un méristème axillaire en dissociation après la naissance de deux bractéoles ; ce méristème est susceptible de donner un complexe floral analogue à celui décrit page 195.

Enfin, la figure 37, III, est un exemple où la dissociation du méristème, apparaissant avant la formation des bractéoles, peut fournir deux fleurs isolées dès la base de leurs pédoncules.

En *conclusion*, un méristème floral élargi est susceptible de former un nombre de sépales supérieur à cinq. L'étalement de ce méristème donne la forme du réceptacle et, lorsqu'il se dissocie, il peut le faire plus ou moins tôt.

C. — Cas d'une fleur complexe portant des pièces de nature intermédiaire

(fig. 38)

Le *calice anormal* de cette fleur (figure de gauche) est composé de :
— *cinq sépales normaux*, mais de taille variable (S_3, S_2, S_4, S_6, S_1),
— *un sépale double* avec cinq cordons conducteurs (S_5),
— *une pièce aiguë* qui ressemble à une bractéole (M),

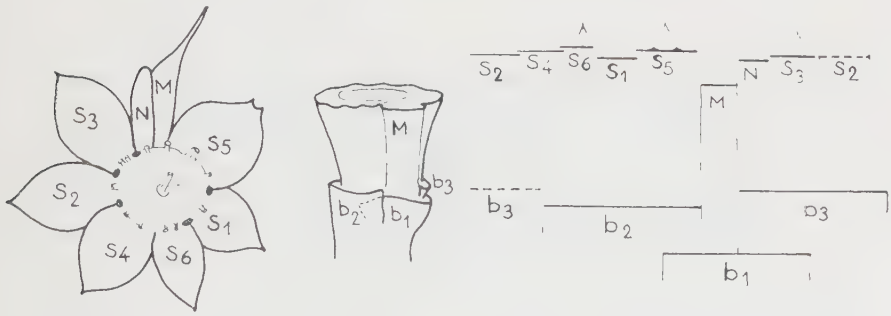


Fig. 38. — Fleur latérale présentant des pièces de nature intermédiaire.

A gauche, le calice montrant la disposition des différentes pièces (S, M et N) et leur mode de contiguïté.

Au centre, le réceptacle avec l'insertion des trois bractéoles (b_1, b_2, b_3) et le segment de la pièce M.

A droite, le tracé phyllotaxique avec les trois hélices dextres, partant chacune d'une bractéole et montrant que la pièce M, de forme aiguë, peut être considérée comme une bractéole et la pièce N, comme un sépale.

— *une autre pièce étroite* (N), arrondie à son sommet, avec deux cordons vasculaires qui, bien que verte, ressemble un peu à un pétale par sa consistance délicate, mais possède une insertion large, comme celle d'un sépale.

La pièce M s'insère au sommet du réceptacle, mais plus à l'extérieur de l'ensemble formé par le calice.

Habituellement, les segments des sépales n'apparaissent pas sur le réceptacle. C'est le cas pour toutes les pièces de cette fleur, sauf pour la pièce M qui se prolonge par une côte saillante (figure du centre). *La présence d'un segment et la forme de la lame extra-caulinaire permettent d'assimiler, de préférence, la pièce M à une bractéole,* bien que son insertion soit proche du calice.

Le pédoncule de la fleur porte *trois bractéoles.* Le tracé phyllotaxique de l'ensemble est indiqué sur la figure de droite : *trois hélices dextres englobent, dans un tracé régulier, les bractéoles et les sépales :*

—	b_1			M	N	S_3	
—		b_2			S_1	S_5	
—			b_3		S_2	S_4	S_6

Le sépale double (S_5) est la dernière pièce d'une hélice. Une autre hélice porte deux bractéoles qui sont b_1 et M ; la dernière est entraînée au sommet du réceptacle par la croissance intercalaire qui se fait après son initiation. La pièce N, par son emplacement, serait de nature sépalaire.

Ainsi, cet exemple qui pourrait paraître inanalysable, s'explique facilement par le fonctionnement de *trois centres générateurs,* répartissant les différentes pièces de cette fleur sur *trois hélices dextres.*

CONCLUSIONS GENERALES RELATIVES AUX ANOMALIES FLORALES DE L'AIGREMOINE

A. — Méiomérie et pléiomérie

a) Fleurs terminales

Pour les fleurs terminales, la *méiomérie* — diminution du nombre normal de pièces florales — *est le phénomène le plus fréquent.*

La méiomérie est liée au méristème lui-même, qui est dans des *conditions d'épuisement.* Un méristème de petite taille donne un nombre de sépales réduit.

La *pléiomérie* — augmentation du nombre normal de pièces florales — n'a été rencontrée que dans des cas de fasciation de la fleur, où un

méristème élargi donne la possibilité d'un nombre de sépales supérieur à cinq.

b) Fleurs latérales

Pour les fleurs latérales, la *pléiomérie est le seul phénomène rencontré.* La pléiomérie est liée, ici, à la création d'un *méristème élargi.*

Plus le méristème est grand, plus le nombre de sépales est élevé : d'abord sphérique, il forme six sépales ; puis il s'étire et donne de sept à dix sépales ; enfin il se dissocie et crée deux fleurs normales à cinq sépales.

On retrouve au niveau du méristème floral le phénomène de régularisation créé par la dissociation.

B. — Nombre de centres générateurs et nombre de sépales

Le tableau suivant indique les formules phyllotaxiques qui ont été rencontrées au cours de notre étude.

Fleur terminale	*Fleur latérale*
3 S = 1 + 1 + 1	5 S = 3 + 2
4 S = 2 + 2	5 S = 2 + 2 + 1 ?
4 S = 3 + 1	6 S = 2 + 2 + 2
4 S = 2 + 1 + 1	6 S = 3 + 2 + 1
5 S = 3 + 2	7 S = 3 + 2 + 2
5 S = 4 + 1	10 S = 3 + 3 + 2 + 2
11 S = 6 + 3 + 2 ?	
11 S = 4 + 3 + 2 + 2 ?	

Ainsi, *deux centres générateurs* donnent des calices à *4 et à 5 sépales* ; *trois centres générateurs* donnent des calices à 3, 4, 5, 6, 7 et 11 sépales ; *quatre centres générateurs* donnent des calices à 10 et 11 sépales.

Le nombre de sépales ne peut être une indication pour le nombre de centres générateurs, puisque, par exemple, un calice à trois sépales peut provenir, de la même façon qu'un calice à 7 ou même 11 sépales, du fonctionnement de trois centres générateurs.

DEUXIEME PARTIE

Ontogénie chez l'*Agrimonia eupatoria* L.

CHAPITRE I

ONTOGENIE DE LA POUSSE AERIENNE DU RHIZOME

Dans le but de définir la structure du méristème apical de la pousse aérienne de l'Aigremoine, en rapport avec la nature des organes qu'il fournit, nous choisirons deux stades bien définis : la plante dans sa phase en rosette, où le méristème donne les feuilles caractéristiques, et la plante à un stade moyen de la phase inflorescentielle, où le méristème donne les bractées et leurs bourgeons floraux.

L'évolution du méristème au cours de la construction de la pousse aérienne sera étudiée ensuite.

I. — LE MERISTEME APICAL DE LA PHASE VEGETATIVE EN ROSETTE

Le point végétatif d'une plante en rosette est un dôme peu saillant, enserré entre les jeunes feuilles en croissance.

A. — Structure du point végétatif

1°) Zonation du point végétatif (Pl. I, A)

Ce sont les méthodes les plus simples de l'histologie, fixation par le mélange de Navachine et coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud, qui mettent le mieux en évidence trois territoires dans le méristème : l'anneau initial, la zone apicale axiale et le méristème médullaire.

L'*anneau initial* (a. i.), occupant les flancs de l'apex, encercle la zone apicale axiale (z. a. a.) et le méristème médullaire (m. m.). L'anneau initial est le *lieu de l'initiation des feuilles.* Il se reconnaît par une coloration intense à l'hématoxyline et ses cellules, petites, présentent un rapport nucléo-plasmatique élevé.

La *zone apicale axiale,* appelée « *méristème d'attente* » par Buvat (1951 a et b), contraste par une coloration plus faible. Les cellules y sont assez grandes et les noyaux clairs.

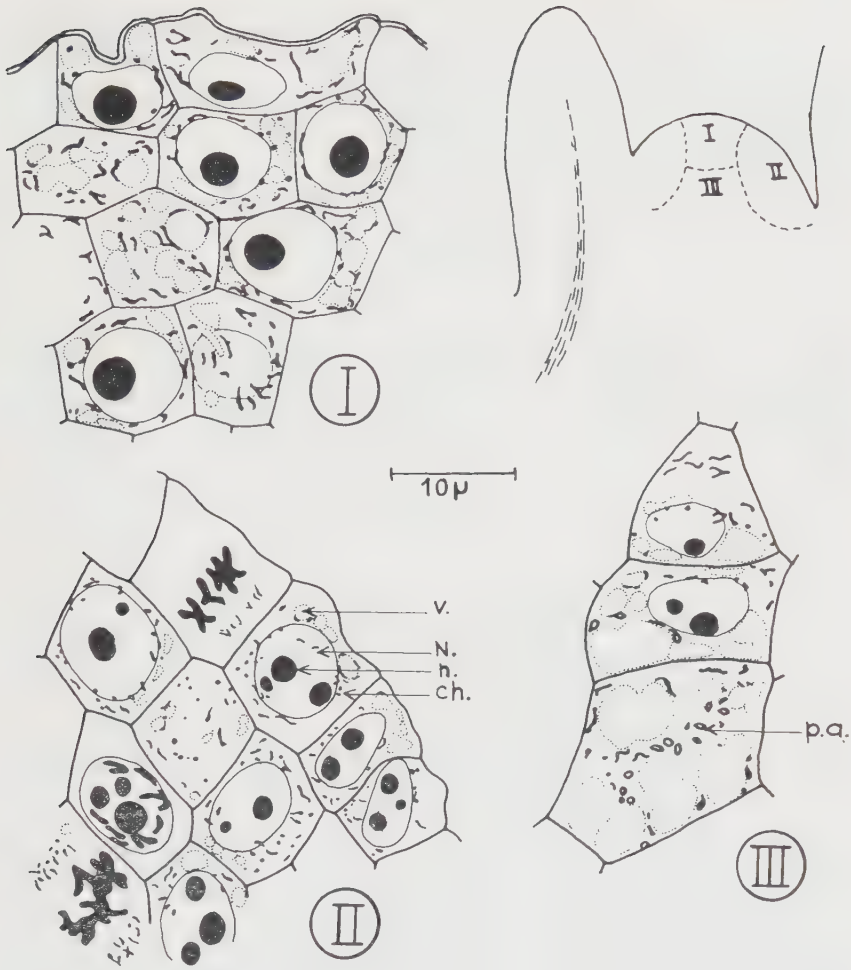


Fig. 39. — Chondriome et vacuome du point végétatif d'une plante en rosette (Regaud, hématoxyline, Mac-Manus).

En haut et à droite, schéma de localisation des cellules observées.

I. — *La zone apicale axiale* présente un chondriome légèrement différencié et des vacuoles assez développées.

II. — *L'anneau initial* montre des mitoses. Le chondriome est pulvérulent et les vacuoles sont petites et nombreuses.

III. — *Le méristème médullaire* possède des cellules aux vacuoles vastes ; le chondriome forme rapidement des plastes amylifères.

La membrane des cellules, colorée par le réactif de Schiff, est représentée. — (ch., chondriome, N., noyau ; n., nucléole ; p. a., plaste amylifère ; v., vacuole).

Le *méristème médullaire,* sous la zone apicale axiale, se distingue par la disposition en files longitudinales de ses cellules. La coloration à l'hématoxyline y est d'une intensité intermédiaire entre les deux territoires précédemment définis. Le méristème médullaire fournit la moelle qui s'élargit rapidement.

2°) Etude du chondriome et du vacuome (fig. 39)

Une cellule méristématique est caractérisée par un cytoplasme abondant où le chondriome, pulvérulent, est surtout représenté par de petits éléments : mitochondries et chondriosomes en bâtonnets. Il n'y a aucun plaste différencié. De plus, les vacuoles sont peu nombreuses et de faible taille.

Dans l'anneau initial (fig. II) les cellules sont très méristématiques. Les vacuoles sont granuleuses. Le chondriome est composé surtout de fines mitochondries ; les éléments allongés sont rares et aucun plaste différencié n'y est discernable.

L'examen de la zone apicale axiale (fig. I) montre un état de différenciation assez avancé. Les vacuoles sont plus vastes, plus nombreuses, et le chondriome ne présente presque plus de mitochondries. Les chondriocontes allongés sont les éléments prédominants ; certains sont irrégulièrement épaissis.

Ainsi, par l'aspect du chondriome et du vacuome, il apparaît que *la zone apicale axiale est un territoire différencié par rapport à l'anneau initial.* En effet, l'anneau initial est le seul territoire organogène de l'apex : il fournit les feuilles, leurs segments et les tissus conducteurs. La zone apicale axiale a un rôle passif dans la construction de la pousse feuillée : c'est un méristème en attente de fonctionnement.

Le méristème médullaire qui, par son activité, fournit les tissus de la moelle, n'a cependant pas l'aspect d'un méristème primaire. Buvat dit que ses caractères le rapprochent plutôt d'un cambium ; ces deux types de méristèmes ont, en effet, uniquement un rôle histogène. Les cellules (fig. III) présentent un rapport nucléo-plasmatique faible. Les vacuoles sont vastes. Le chondriome est différencié : les chondriocontes abondent et des plastes se distinguent rapidement en élaborant de l'amidon.

3°) Etude des noyaux (fig. 40)

Sur les préparations cytologiques, deux caractères peuvent être considérés pour le noyau : d'une part, la structure de la chromatine et, d'autre part, l'aspect et le nombre des nucléoles.

a) *La chromatine.*

Delay (1946-1948) classe l'*Agrimonia odorata* Mill. parmi les plantes dont « les noyaux possèdent un réseau net, avec une douzaine de chromocentres au maximum ». Les préparations soumises à la réaction de Feulgen ont montré que chez *A. eupatoria*, le noyau est d'un type semblable : un noyau, observé dans une cellule méristématique (fig. I) d'un primordium foliaire, montre un réseau assez coloré et des chromocentres

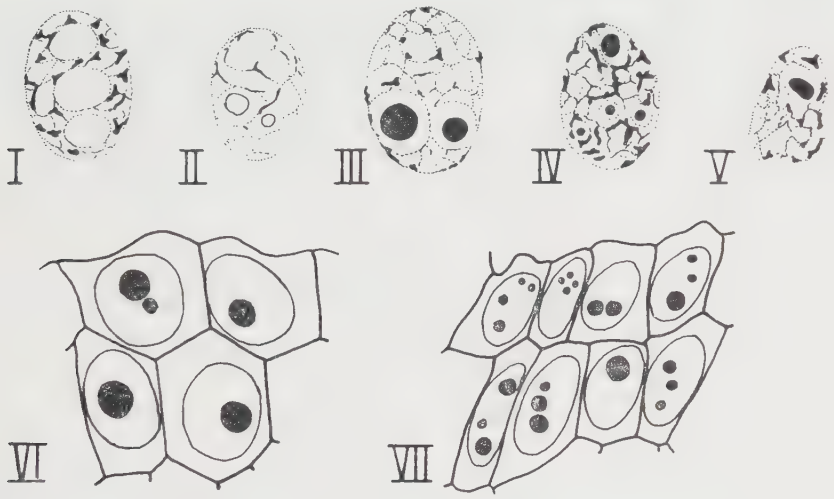


Fig. 40. — Noyaux et nucléoles.

I et II. — *Navachine - Feulgen.* I, noyau d'une cellule méristématique ; II, noyau d'une cellule différenciée.

III, IV et V. — *Navachine - hématoxyline.* Noyaux d'une cellule de la zone apicale (III), de l'anneau initial (IV), du méristème médullaire (V).

VI et VII. — *Regaud - hématoxyline.* Nucléoles volumineux et peu nombreux dans la zone apicale (VI) ; nucléoles petits et nombreux dans l'anneau initial (VII).

rouge-vif, en grand nombre, longs, épais et de formes irrégulières. Il peut être considéré comme un noyau interphasique. Par contre, un noyau quiescent (fig. II), observé dans une cellule différenciée du parenchyme d'une ébauche foliaire, possède le même type de structure, mais il est beaucoup moins coloré : le réseau est pâle et les chromocentres, peu nombreux, ne sont presque plus apparents.

Ainsi, *un noyau en interphase et un noyau quiescent présentent des caractères différents qui peuvent permettre de déterminer, dans un méristème, les régions où les divisions sont fréquentes et celles où les cellules sont au repos.*

L'examen de ces caractères, chez l'Aigremoine, donne les résultats suivants :

Dans *l'anneau initial* (fig. IV, Navachine-hématoxyline), les noyaux sont très chromophiles. Les chromocentres sont épais et nombreux. Ce sont des *noyaux en interphase*. Les noyaux du *méristème médullaire* (fig. V) *présentent des caractères semblables*.

Dans la *zone apicale axiale* (fig. III), les noyaux semblent dilatés. Ils sont peu chromophiles et le réseau est lâche. Les chromocentres ne sont que peu nombreux et faiblement colorés. Ces caractères sont ceux des *noyaux quiescents*.

Delay remarque, en effet, « qu'une forme importante de l'activité nucléaire post-mitotique se traduit par *des phénomènes d'augmentation de volume*, voire de gigantisme ». De plus, elle signale que « dans les tissus différenciés, une des modifications dans la structure du noyau est *la déchromatinisation* (c'est-à-dire, une atténuation de la coloration) *pouvant porter à la fois sur le réseau et sur les chromocentres dont le nombre diminue* ».

En conclusion, par ses noyaux, *la zone apicale axiale, contrairement à l'anneau initial et au méristème médullaire, a les caractères d'un tissu qui ne se divise plus*. Cette caractéristique sera confirmée par les relevés de mitoses.

b) *Les nucléoles.*

La taille des nucléoles est un critère cytologique couramment utilisé dans l'évaluation du degré de l'intensité méristématique : *une cellule méristématique possède, dans son noyau, un ou plusieurs nucléoles très volumineux*. Chez l'Aigremoine, les phénomènes sont plus complexes ; en effet, le nombre de nucléoles varie dans d'assez grandes proportions, et cette variation est en rapport direct avec le caractère interphasique ou le caractère quiescent du noyau.

Ces observations ont fait l'objet d'une note aux Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Phelouzat, 1960 a) et nous n'en retiendrons ici que les traits essentiels :

— dans l'anneau initial (fig. VII), les cellules possèdent dans leur noyau, très souvent, *trois ou quatre nucléoles, parfois cinq*. Le diamètre (mesuré sur des fixations au mélange de Regaud) varie de 0,4 à 2,3 μ ;

— dans la zone apicale axiale (fig. VI), le plus souvent *un seul, quelquefois deux nucléoles* sont présents. Le diamètre varie de 1,2 à 2,3 μ.

Le volume nucléolaire mesuré dans cinq cellules de l'anneau initial donne une valeur de 15,8 μ^3 ; et une valeur de 35 μ^3 pour cinq cellules de la zone apicale axiale.

Ainsi, on doit attribuer *une plus grande importance au volume nucléolaire des cellules de la zone apicale qu'à celui des cellules de l'anneau initial.* Ce caractère concorde avec les observations de de MOL (1928) qui avait remarqué que le volume nucléolaire d'un noyau à un seul nucléole est toujours supérieur au volume nucléolaire d'un noyau à plusieurs nucléoles.

De plus, les auteurs s'intéressant au nombre de nucléoles caractéristique de l'espèce signalent que ce nombre doit être recherché à la télophase (GATES, 1942 ; VINCENT, 1955) avant que des phénomènes de fusion ne puissent se produire. Chez l'Aigremoine, *le nombre caractéristique semble être de trois ou quatre.* Ainsi, *les noyaux de l'anneau initial,* par l'aspect de leur chromatine et par le nombre de leurs nucléoles, *sont des noyaux en interphase,* alors que *les noyaux de la zone apicale,* toujours par ces deux caractères, ont les qualités des *noyaux quiescents.*

Mais le méristème médullaire n'est pas, dans son ensemble, homogène quant au nombre des nucléoles, tantôt un, tantôt deux ou trois ; il n'y a pas de nombre prédominant. Cet état peut correspondre à une dispersion des caryocinèses à l'intérieur du tissu. Le diamètre varie de 0,7 à 2,3 μ. Cette valeur est cependant supérieure à celle rencontrée dans les tissus parenchymatisés, où le nombre des nucléoles n'excède généralement pas deux.

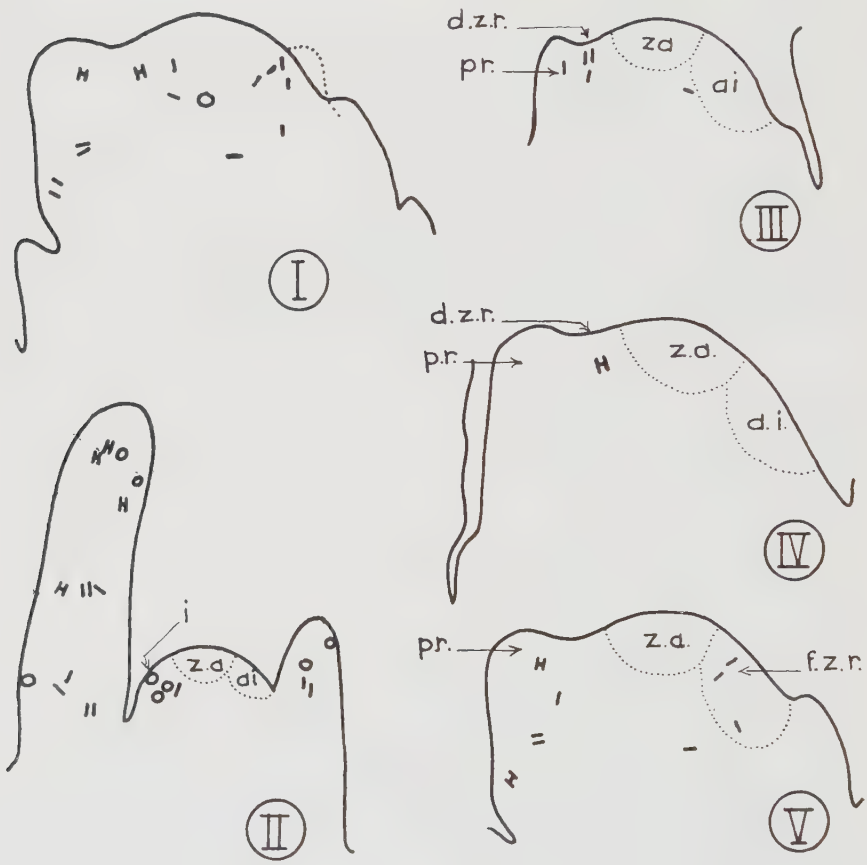
En conclusion, chez l'Aigremoine, ce n'est pas la taille mais le nombre des nucléoles qui est susceptible de donner une indication sur le caractère méristématique d'une cellule.

4°) STATISTIQUE DES MITOSES
(fig. 41)

La phase en rosette se construit au cours de l'hiver, mais il n'y a aucune interruption dans l'organogénèse. Des observations échelonnées montrent que le nombre de feuilles augmente au cours de cette période. *C'est à un rythme ralenti que se forment les tissus et les organes nouveaux,* aussi les mitoses ne sont-elles pas très abondantes sur un même échantillon. Cependant, la superposition des coupes médianes de plusieurs (quatre) apex (fig. I) fait retrouver une zonation dans le point végétatif : *les mitoses sont nombreuses dans les flancs, au niveau de l'anneau initial, et dans le méristème médullaire ; la zone apicale axiale en est dépourvue dans sa partie la plus sommitale.*

Cette zone apicale axiale qui correspond aux « initiales apicales » de certains auteurs n'a donc montré aucune division, et s'il peut s'en produire, elles ne sont que très rares.

Si la superposition des coupes médianes de plusieurs apex montre les zones actives du méristème, l'examen du relevé de mitoses effectué sur un seul échantillon apporte aussi des indications sur le rythme de l'organogénèse dans la phase en rosette.



O : prophase; – : métaphase; = : anaphase; I : télophase.

Fig. 41. — Point végétatif de la phase en rosette. Statistique de mitoses.

I. — Schéma obtenu en superposant les relevés effectués sur les coupes médianes de quatre apex.

II, III, IV et V. — Relevés effectués respectivement sur les coupes médianes de quatre apex différents. II, mitoses d'initiation (i.) ; III et IV, mitoses du début de la zone de régénération de l'anneau initial (d. z. r.) ; V, mitoses à la fin de la zone de régénération (f. z. r.).

(pr., primordium ; z. a., zone apicale ; a. i., anneau initial).

Les schémas de la figure 41, II, III, IV et V, représentent les coupes axiales de quatre points végétatifs. Les échantillons ont été prélevés le même jour (au mois de décembre), à la même heure (16 h). Ils possèdent tous des mitoses dans les parties méristématiques des ébauches foliaires, au niveau des folioles ou du procambium, signifiant que le bourgeon était en activité mitotique au moment de la fixation.

L'observation des schémas montre que :

— C'est dans les primordiums et les parties méristématiques des ébauches en croissance que les mitoses sont les plus nombreuses (fig. II et V). Le phénomène semble indiquer une indépendance dans la croissance des feuilles après leur initiation relativement au rôle organogène de l'apex proprement dit.

— Lorsqu'un apex présente des mitoses dans l'anneau initial, au moment d'une initiation (fig. II, i.) ou vers la fin de sa reconstitution (fig. V, f. z. r.), il n'y a pas de divisions cellulaires dans la partie opposée de l'anneau initial dont la restauration est en cours.

— A l'inverse, lorsque des mitoses de restauration de l'anneau initial sont visibles (fig. III et IV, d. z. r.), la partie de l'anneau initial qui est vers la fin de sa régénération ne présente aucune caryocinèse.

5°) Test de Brachet
(Pl. I, B)

La richesse en acides ribonucléiques du cytoplasme est évaluée par l'intensité de coloration due à la pyronine (la richesse en acides ribonucléiques des nucléoles ne peut être considérée, car ceux-ci prennent une teinte assez uniforme et ils restent rouges après plus d'une heure d'action de la ribonucléase).

Les nombreuses préparations effectuées n'ont pas donné la zonation si évidente par la méthode de l'hématoxyline après fixation au mélange de Navachine.

La zone apicale axiale apparaît presque aussi riche en acides ribonucléiques que l'anneau initial et le méristème médullaire. Cependant, il y a, çà et là, de petits groupes de cellules d'un rouge plus foncé. Ces cellules se situent *dans le sommet des jeunes primordiums, dans l'anneau initial et le méristème médullaire* où elles sont disposées comme deux cellules provenant d'une division récente.

En conclusion, au cours de cette période de vie ralentie, la richesse en acides ribonucléiques du cytoplasme ne permet pas de délimiter précisément les territoires les plus actifs du méristème apical. Camefort (1956)

observe un phénomène comparable chez *Taxus baccata* et *Picea excelsa* durant la période de repos pendant laquelle le cytoplasme des cellules de l'anneau initial est très pauvre en acides ribonucléiques.

B. — Fonctionnement de l'anneau initial. Initiation d'une feuille et sa différenciation

Avant d'aborder l'étude de l'organogénèse foliaire et ses rapports avec le fonctionnement de l'anneau initial, il est indispensable de préciser les termes qui seront employés. Nous adopterons les définitions données dans les travaux précédents s'accordant le mieux avec le matériel utilisé, où la disposition des feuilles est alterne, et pour lequel nous aurons à comparer l'ontogénèse d'une feuille, d'une bractée, d'un sépale.

Une feuille, dans sa croissance, passe par trois stades avant d'être adulte : *l'initium, le primordium* et *l'ébauche.*

— *L'initium* est un îlot de cellules plus méristématiques dans l'anneau initial. Il est indiqué par des mitoses, pas assez nombreuses pour provoquer une déformation à la surface du flanc de l'apex.

— *Le primordium* est le stade où, le nombre de divisions devenant plus important, une protubérance est alors décelable. Au début, la déformation est horizontale ; ensuite, le primordium s'élève et se courbe en croissant. Les cellules qui le composent sont homogènes.

— *L'ébauche* est le stade où la différenciation commence à délimiter les régions de plus grande activité méristématique.

Ces trois étapes correspondent à celles adoptées par Plantefol (1947).

Au cours de cette étude nous verrons que, si les initiums et les très jeunes primordiums de feuilles, de bractées et de sépales sont identiques, c'est au stade de la très jeune ébauche que des modifications importantes apparaissent.

La partie caulinaire de la feuille, de la bractée et du sépale sera appelée le « soubassement ». Le soubassement correspond à ce qui a été nommé « segment » en phyllotaxie.

L'emploi de ce terme peut être critiqué. En effet, Grégoire (1935 b) en a donné une définition à la fois précise et restreinte. Etudiant des plantes à feuillage opposé-décussé, il constate que l'apex montre, en coupe transversale, une aire minimale et une aire maximale suivant le moment de l'organogénèse. Il écrit : « Les portions qui s'ajoutent à l'aire minimale lorsqu'elle passe à l'aire maximale sont précisément celles qui vont se soulever en protubérances foliaires, et c'est un premier élément inclus dans la notion de soubassement foliaire. Ces portions, ainsi ajoutées, ont une relation particulière avec les primordiums (ce sont les régions où l'axe possèdera,

en continuité directe avec les primordiums eux-mêmes, le prodesmogène), et c'est un second élément qu'il faut inclure dans l'expression de soubassement foliaire. »

A la suite de ce travail, de nombreux auteurs ont adopté le terme de « soubassement » avec cette définition mais nous pensons que l'étude de l'ontogénèse des feuilles opposées-décussées n'est qu'un cas particulier parmi les dispositions foliaires rencontrées. HADJ-MOUSTAPHA (1959) a été amené à le critiquer et a été obligé de lui substituer celui de « segment ».

Dans ce travail, *le mot « soubassement » ne sera employé qu'au sens du langage courant, désignant la partie caulinaire des organes sous-jacente à l'insertion.*

1°) OBSERVATIONS EN COUPES LONGITUDINALES

a. — *Initium, primordium, ébauche foliaire* (fig. 42).

Sur le flanc du point végétatif (fig. I, B, i.), l'orientation des cellules indique que des cloisonnements périclines (cloisonnements orientés parallèlement à la surface) se sont produits dans l'assise sous-épidermique de l'anneau initial : c'est la première indication d'une feuille, *l'initium foliaire.*

Ensuite, une protubérance horizontale apparaît : c'est le *primordium foliaire* (fig. II, B, pr.). Il entame, pour son élaboration, la presque totalité de l'anneau initial et, juste à son aisselle, quelques cellules aplaties peuvent être interprétées comme un reste de celui-ci (a. i.). La croissance propre du primordium se poursuit (Pl. I, B) ; à sa base, un cordon de procambium (pro.), à l'origine des tissus conducteurs, se différencie de manière acropète.

A un stade plus avancé, le primordium devient une *ébauche foliaire* (fig. I et II, schéma A, eb.). La parenchymatisation gagne d'abord le soubassement, puis la face dorsale et la face ventrale, tandis que le sommet garde un état méristématique accentué. Le cordon de procambium (pro.) suit la croissance en hauteur de l'ébauche.

A l'aisselle de l'ébauche, des cloisonnements anticlines (orientés perpendiculairement à la surface) vont reconstituer progressivement l'anneau initial : c'est la *zone de régénération* (fig. I et II, dessin B, z. r.) qui s'établit peu à peu, en même temps que se poursuit la croissance propre de la feuille. Ce n'est que lorsque l'ébauche est assez développée que l'anneau initial, alors entièrement restauré, forme une nouvelle feuille en contiguïté avec la feuille précédente, sur la même hélice.

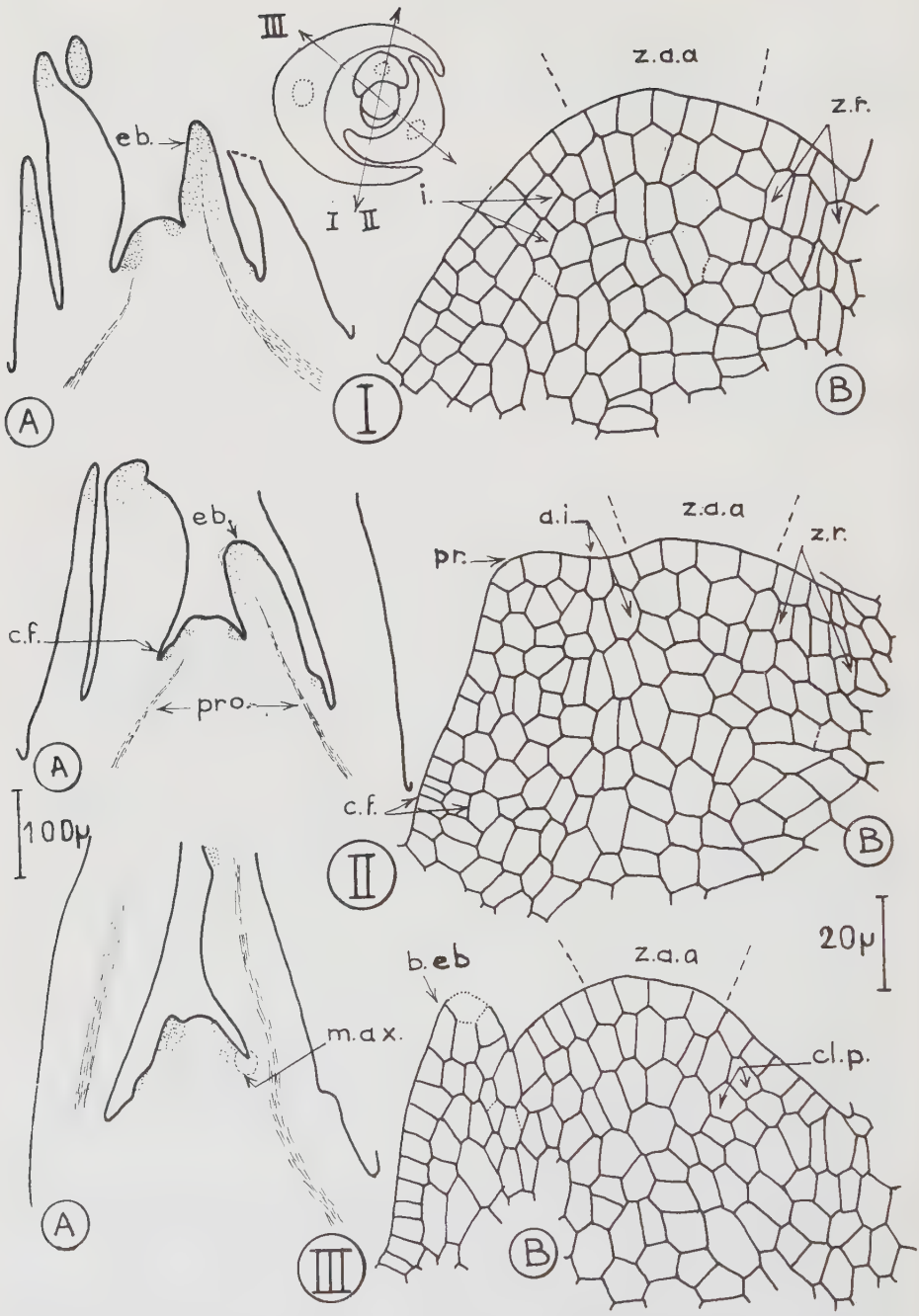


Fig. 42. — Point végétatif de la phase en rosette. Formation d'une feuille. *En haut et au milieu,* coupe transversale montrant l'orientation des coupes longitudinales dessinées. Les figures I, II et III correspondent à trois étapes de

Ainsi, *un secteur de l'anneau initial, après avoir été entamé par la naissance d'une feuille, se reconstitue entièrement à l'aide de mitoses anticlines.*

b. — *Relation entre la feuille en croissance et le cône apical* (fig. 43).

Il est intéressant de noter les rapports de taille qui existent entre une feuille en croissance et le cône apical. Nous verrons, en effet, que dans l'inflorescence, ces rapports sont différents.

A l'initiation (i.), le flanc du cône apical mesure 68 μ jusqu'à l'insertion de la feuille sous-jacente, sur l'exemple choisi.

Lorsque le primordium (pr.) apparaît, déformant horizontalement le cône apical, la valeur de son soubassement passe à 80 μ. A ce moment, la hauteur de l'apex du côté de ce jeune primordium peut être considérée comme nulle.

Au stade de l'ébauche (eb.), la zone de régénération, reconstituant l'anneau initial, donne une dimension de 23 μ au cône apical. Pendant ce temps, le soubassement de l'ébauche s'est allongé jusqu'à 125 μ.

Enfin, le stade où la restauration est terminée à l'aisselle d'une jeune feuille (f.) redonne 68 μ environ pour la hauteur du point végétatif, et le soubassement poursuivant son grandissement mesure alors 180 μ.

En conclusion :

Il y a, simultanément, croissance de la feuille qui vient d'être formée et reconstitution de l'anneau initial entamé pour la naissance de cette feuille.

---

l'édification d'une feuille ; pour chacune, A est un schéma de l'ensemble de l'apex et B un dessin de détail du point végétatif.

I. — Le point végétatif (dessin B) montre l'initiation d'une feuille (i.) par des mitoses périclines dans l'assise sous-épidermique de l'anneau initial. La zone de régénération de l'anneau initial (z. r.) se fait par des mitoses anticlines à l'aisselle d'une ébauche foliaire (eb. du schéma A) (z. a. a., zone apicale axiale).

II. — Un primordium foliaire (pr. du dessin B) déforme horizontalement le cône apical. A son aisselle, quelques cellules appartiennent à la zone non utilisée de l'anneau initial (a. i.). On voit nettement, à la base de la face abaxiale du primordium (fig. A et B), l'indication méristématique des cornes foliaires (c. f.) de l'ébauche (eb.).

III. — Section longitudinale montrant (schéma A) une ébauche foliaire assez développée, avec, à son aisselle, un méristème axillaire (m. ax.) nettement délimité. A gauche du point végétatif apparaît le bord d'une jeune ébauche (b. eb.) et à droite, dans l'anneau initial entièrement restauré, les cloisonnements périclines (cl. p.) sont à l'origine de la partie latérale du jeune primordium (repérer l'orientation de cette coupe longitudinale sur le dessin de coupe transversale réalisé en haut et au milieu de la figure) (pro., procambium).

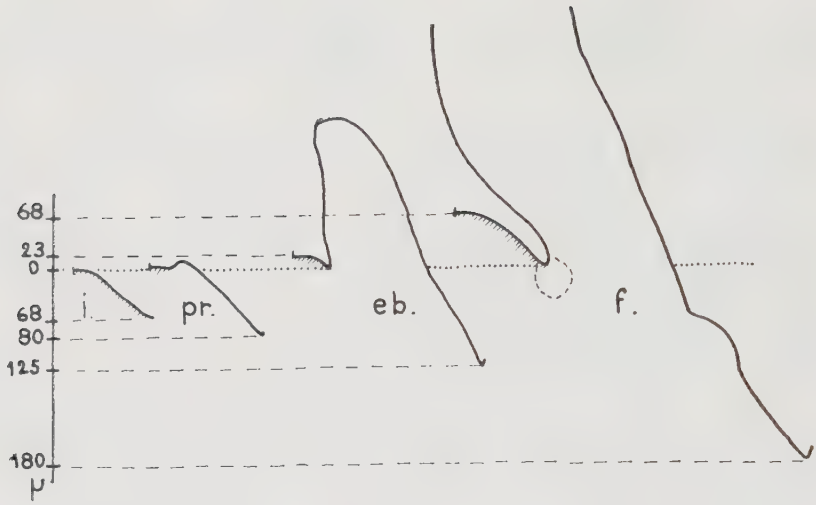


Fig. 43. — Point végétatif de la phase en rosette. Organogénèse apicale.

Le cône apical est indiqué par son demi-contour, souligné de hachures. Le trait horizontal, en pointillé, est tracé au niveau de la feuille en croissance.

Stade de l'initium (i.), du primordium (pr.), de l'ébauche (eb.) et de la jeune feuille (f.) avec son bourgeon axillaire.

Nous verrons que, dans l'inflorescence, la régénération de l'anneau initial se fait au-dessus de l'initium d'une bractée, précédant en quelque sorte la croissance de celle-ci.

c. — *Aspect cytologique de l'anneau initial* (fig. 44).

1) *L'anneau initial à la fin de la restauration* n'est pas entièrement homogène (fig. II). On peut y distinguer deux zones :

— *La partie supérieure est plus méristématique.* Le chondriome surtout riche en mitochondries présente quelques bâtonnets. Les vacuoles sont petites et peu nombreuses. *C'est dans cette région qu'apparaîtront les cloisonnements périclines de l'initiation foliaire.*

— *La partie inférieure montre un début de différenciation.* Le chondriome est formé d'éléments plus allongés, certains ont tendance à s'épaissir. Les vacuoles sont plus nombreuses et plus grandes. Cette région de l'anneau initial est celle qui doit donner *le soubassement de la feuille.*

Camefort (1956) chez les Gymnospermes, Hadj-Moustapha (1959) chez les Capparidacées, signalent ce début de différenciation dans la partie la plus basse de l'anneau initial avant que s'annonce l'initiation proprement dite par ses divisions périclines.

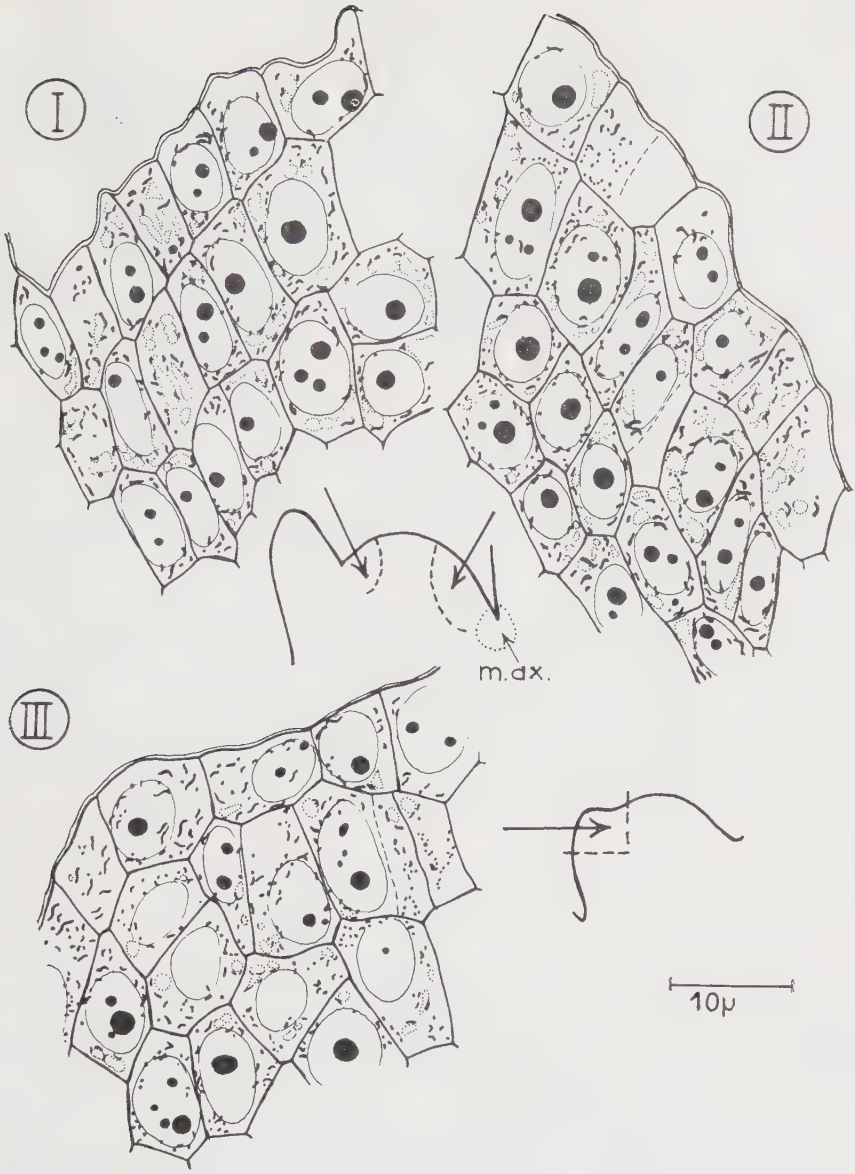


Fig. 44. — Point végétatif de la phase en rosette. Etat méristématique de l'anneau initial au cours de son fonctionnement.

I. — Anneau initial en cours de régénération : aspect méristématique homogène.

II. — Anneau initial en fin de régénération : une dédifférenciation s'établit dans les cellules de la partie supérieure de l'anneau initial, tandis qu'une légère différenciation gagne les cellules de la partie inférieure.

III. — Etat très méristématique du sommet d'un jeune primordium, sauf pour les cellules épidermiques aux chondriosomes allongés (m. ax., méristème axillaire).

Enfin, nous devons signaler dès maintenant que, tout à fait à la base de l'anneau initial entièrement régénéré, un îlot de cellules présente des caractères cytologiques particuliers qui le font reconnaître comme la première manifestation d'un méristème axillaire (fig. 42, III, m. ax.).

2) *Lorsque la zone de régénération se constitue* (fig. I), elle est cytologiquement homogène. Le chondriome est formé d'éléments assez petits ; il y a peu de vacuoles. Les figures montrent, cependant, que *cette région est moins méristématique que le lieu même où doit se faire l'initiation* (fig. II, partie supérieure).

3) *Un jeune primordium* (fig. III) *présente à son sommet l'état le plus méristématique que l'on puisse observer dans l'apex.* Le chondriome est presque exclusivement formé de mitochondries et les vacuoles sont rares. Cependant, les cellules de l'épiderme sont un peu plus différenciées, phénomène surtout apparent au niveau des chondriosomes qui sont plus allongés et quelquefois fluxueux.

Cette étude montre que c'est *au lieu même de l'organogénèse que l'on rencontre les cellules les plus méristématiques. Les cellules de la zone de régénération subissent une dédifférenciation pour donner l'initiation foliaire.* Ce phénomène se poursuit dans le sommet du jeune primordium, tandis qu'un processus inverse de *différenciation progressive atteint les cellules qui doivent donner le soubassement de la feuille.*

2°) Observations en coupes transversales (fig. 45)

L'*initium foliaire* (fig. 45, I, A_1) se reconnaît par une intensité de coloration plus grande à l'hématoxyline et quelques cloisonnements supplémentaires dans l'anneau initial. Le *primordium* (B_1) déforme le contour régulier du point végétatif. Il est entièrement méristématique. L'ébauche (A_2) présente une parenchymatisation dorsale assez avancée et un début de parenchymatisation ventrale. Les cornes foliaires sont plus méristématiques et un cordon de prodesmogène (Louis, 1935 ; Bersillon, 1955) les relie au procambium axial différencié.

Au cours de son élaboration, la feuille, non seulement croît en hauteur et se structure, mais elle étend graduellement son insertion tout autour de l'axe. Dès le stade du primordium, on constate un élargissement (B_1 occupe un arc plus important que A_1) ; cette extension horizontale se fait aux dépens de l'anneau initial, tout comme l'initiation proprement dite, par des mitoses périclines de l'assise sous-épidermique. Il arrive un

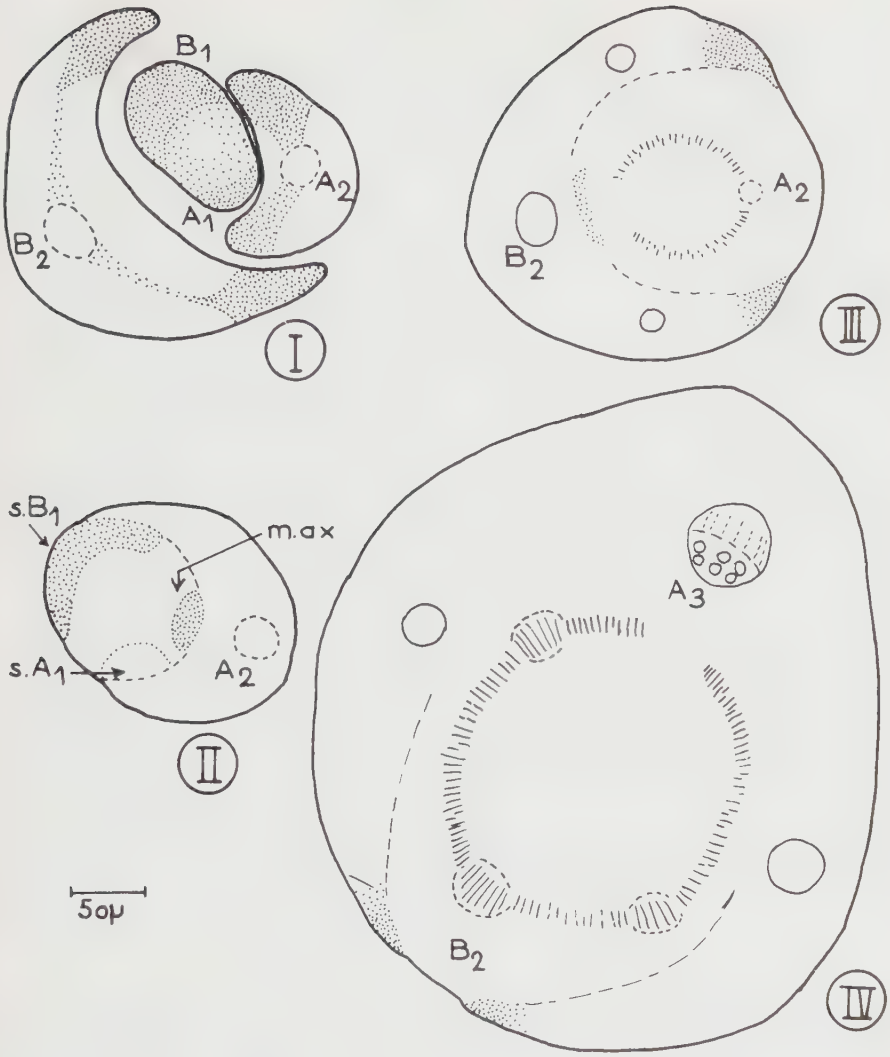


Fig. 45. — Point végétatif de la phase en rosette. Coupes transversales.

I. — A_1 est un initium ; B_1, un primordium ; A_2 et B_2 sont des ébauches.

II. — L'ébauche A_2, à son insertion, est asymétrique ; la corne foliaire est plus courte du côté de l'initium A_1, ici sectionné au niveau de son soubassement (s. A_1). A l'aisselle de A_2, le méristème axillaire (m. ax.) apparaît comme un îlot de cellules plus méristématiques (s. B_1, soubassement de B_1).

III. — L'ébauche B_2, à son insertion, continue l'étalement de ses bords à partir des cellules extérieures de la face abaxiale de l'ébauche A_2. Les cordons procambiaux, ayant formé quelques vaisseaux, sont représentés par un trait plein.

IV. — L'ébauche A_3 entoure presque complètement l'axe à son insertion, la croissance horizontale des cornes foliaires se poursuivant à partir des cellules extérieures très parenchymatisées de l'ébauche B_2.

moment où les cornes foliaires atteignent les bords de la face abaxiale d'une feuille plus jeune poursuivant simultanément sa croissance et sa différenciation. Les cellules qui doivent être utilisées sont alors en voie de parenchymatisation et des processus de dédifférenciation se produisent à leur niveau. En effet, sur la figure 45, II, A_2 montre qu'elle se développe à partir de la face abaxiale du primordium B_1. De même pour les feuilles plus âgées, B_2 (fig. III) s'étend sur le parenchyme dorsal de A_2, et A_3 (fig. IV) sur le parenchyme dorsal de B_2. Les tissus qui fournissent les cornes foliaires sont ainsi de plus en plus avancés vers la parenchymatisation. *L'élaboration se fait toujours par des mitoses périclines dans l'assise sous-épidermique, mais des processus de dédifférenciation de plus en plus accentués doivent atteindre cette couche cellulaire.*

L'endroit précis où la croissance de l'ébauche ne se fait plus aux dépens de l'anneau initial, mais aux dépens de la face abaxiale d'une feuille plus jeune est difficile à localiser. Il semble voisin de la région où se situent les faisceaux conducteurs latéraux. La trace foliaire est trifasciculée, et le choix, en phyllotaxie, de la limite du « segment » aux deux faisceaux latéraux paraît ainsi acceptable.

Il est à remarquer que *l'ébauche,* dans sa croissance, *est asymétrique.* Ainsi pour A_2 (fig. 45, II), la corne foliaire située du côté du lieu de l'initiation de A_1 est plus courte. *Il y a, pour chaque feuille, un certain retard dans le développement de la corne qui se trouve vers l'initium en formation.* Majumdar (1942) signale un fait analogue chez un *Heracleum.*

C. — Méristèmes axillaires

1°) Travaux antérieurs

Deux problèmes se posent à propos des méristèmes axillaires :

a) leur origine,

b) la présence ou l'absence d'une « zone en coquille ».

a) *Leur origine* a suscité d'amples discussions et on peut, en fin de compte, classer les méristèmes axillaires en deux catégories : les *méristèmes axillaires précoces,* qui sont considérés comme des îlots de cellules détachés du point végétatif et qui ont gardé leurs caractères méristématiques (Flot, 1905, 1906, 1907 ; Louis, 1935 ; Reeve, 1943 ; Miller et Wetmore, 1946 ; Philipson, 1947 a ; Garrisson, 1949 a et b ; Gifford, 1951 ; Kundu et Rao, 1952) ; *les méristèmes axillaires tardifs,* qui s'élaborent à partir de tissus entièrement différenciés (Vöchting, 1874 ; Koch, 1893 ; Majumdar, 1942 ; Sharman, 1945 ; Majumdar et Datta, 1946).

Récemment Buvat (1952), Camefort (1956), Lance (1957), Hadj-Moustapha (1959) ont montré qu'un bourgeon axillaire, *même précoce*, subit, avant d'entrer en organogénèse, une *dédifférenciation appréciable*. Les cellules qui lui donnent naissance évoluent vers une parenchymatisation plus ou moins accentuée et l'état méristématique ne reprend qu'avec leur activité propre. Il n'y a donc pas, chez ces plantes dont les méristèmes axillaires se développent près de l'apex, de « continuité parfaite entre les méristèmes primaires des organes aériens » (Buvat), comme le supposaient les auteurs précédents.

Ce sont les mêmes processus de dédifférenciation cellulaire qui préludent à la formation des bourgeons axillaires précoces ou tardifs, mais avec des amplitudes différentes.

b) *Présence ou absence d'une « zone en coquille »*. Schmidt (1924) dit que l'établissement du bourgeon axillaire est, dans beaucoup de cas, lié à la formation d'une zone cellulaire en coquille (schalenartige Zellzone). Celle-ci, au début de sa différenciation, délimite, du côté du méristème apical, le méristème du bourgeon axillaire, puis, peu à peu l'entoure complètement. Certaines espèces présentent cette zone en coquille développée à un degré plus ou moins élevé ; elle peut disparaître plus ou moins tôt. Chez d'autres espèces, elle est absente. L'auteur considère que les cellules qui la constituent ne participent pas à l'histogénèse du bourgeon ; tout au plus participent-elles à la formation du premier entre-nœud.

Des chercheurs anglo-saxons (Reeve, 1943 ; Gifford, 1951) observent la zone en coquille (shell-zone). Reeve, chez *Garrya elliptica*, compare les apex végétatifs et floraux axillaires, et constate que le début de leur ontogénèse s'effectue de façon identique. Philipson (1947 c) rencontre les mêmes phénomènes chez *Valeriana officinalis*, ainsi que M. Champagnat (1954) chez les *Chaenorrhinum*.

2°) Observations chez l'Aigremoine

Les points végétatifs axillaires ont *une formation précoce*. Ils sont identifiables à l'aisselle de la deuxième feuille, comptée à partir du sommet. A l'aisselle de la sixième feuille, ils possèdent déjà leurs deux premières ébauches. Ainsi leur croissance se poursuit en même temps que celle de l'axe principal, puis ils entrent dans une phase de repos durant toute une année. A l'automne suivant, un ou deux de ces bourgeons, situés soit à l'aisselle des écailles, soit à l'aisselle des feuilles les plus basses, reprennent leur activité pour préparer la pousse aérienne de l'année suivante. Il s'écoule environ un an et demi depuis leur formation jusqu'au développement complet en pousse florifère. Les autres bourgeons axillaires meurent avec la pousse aérienne.

a) *Etudes sur coupes transversales* (fig. 45 et 46).

Des coupes transversales, réalisées dans le bourgeon terminal d'un pied dans sa phase végétative en rosette, montrent l'évolution des méristèmes axillaires.

Le méristème axillaire peut être distingué très tôt à l'aisselle d'une ébauche foliaire (A_2, fig. 45, II). Juste dans son axe, à l'insertion, un îlot de

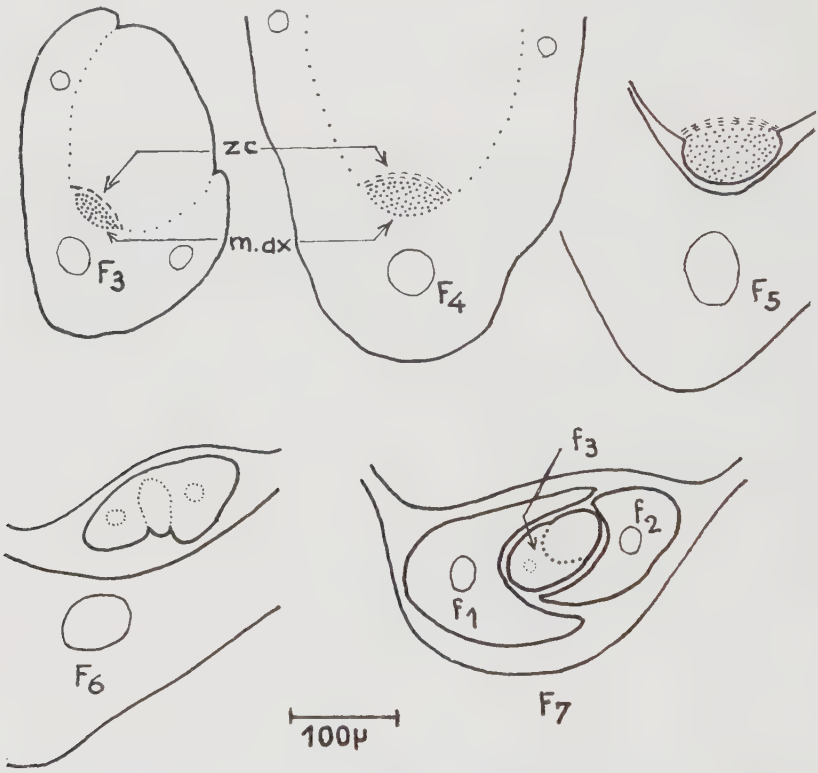


Fig. 46. — Développement d'un bourgeon axillaire de la phase végétative en rosette. Etude sur coupes transversales.

A l'aisselle de la troisième feuille (F_3) formée par le point végétatif, le méristème axillaire (m. ax.), petit îlot cellulaire plus méristématique que les tissus avoisinants, est cerné, vers l'intérieur, par la zone en coquille (z. c.) constituée de cellules aplaties.

A l'aisselle de F_4, le méristème axillaire est plus volumineux, et la zone en coquille plus évidente.

A l'aisselle de F_5, le méristème forme une protubérance qui se détache de l'axe et de la feuille. Un état méristématique plus accentué apparaît dans ses parties latérales.

A l'aisselle de F_6, le bourgeon axillaire a formé deux ébauches foliaires dans un plan orthogonal à celui de la feuille axillante ; et à l'aisselle de F_7, trois ébauches sont présentes (f_1, f_2 et f_3).

cellules est plus méristématique. A_2 est la deuxième feuille reconnaissable au niveau du point végétatif.

A l'aisselle de la troisième feuille (fig. 46, F_3), le massif cellulaire est plus volumineux. Vers l'axe, des cloisonnements régulièrement orientés le limitent de façon précise. Cette région de cellules aplaties forme la « zone en coquille ».

A l'aisselle de la quatrième feuille (F_4), le massif cellulaire s'est étendu ; mais il reste inclus dans les tissus de la feuille et de l'axe.

C'est à l'aisselle de la cinquième feuille (F_5) que le méristème s'individualise pour former une protubérance isolée. Son intensité méristématique montre qu'il se prépare à une activité latérale.

Enfin, à l'aisselle des feuilles plus âgées, il commence son organogénèse. A l'aisselle de la sixième feuille (F_6), il possède deux ébauches situées dans un plan orthogonal à celui de la feuille axillante. A l'aisselle de la septième feuille (F_7), une troisième ébauche est née et la disposition phyllotaxique est alors identique à celle du point végétatif terminal.

b) *Etude sur coupes longitudinales* (fig. 47, 48 et Pl. II).

Dès que l'anneau initial est entièrement régénéré, *un îlot de cellules*, dans l'axe de la deuxième feuille, présente *des caractères particuliers* qui le font reconnaître comme la *première indication d'un méristème axillaire* (fig. 47, I). Il y a, approximativement, trois épaisseurs de cellules régulièrement rangées, et, vers l'axe principal, quelques cellules aplaties flanquent son bord interne, marquant le *début de l'établissement de la zone en coquille.*

Nous avons montré qu'une légère différenciation atteignait les cellules de la base de l'anneau initial ; ce caractère s'accentue dans les cellules du méristème axillaire (fig. 47, A), où le système vacuolaire est assez développé et où les éléments du chondriome ont tendance à s'allonger, certains même à s'épaissir. Ainsi, *les cellules du méristème axillaire sont dans un état de différenciation plus avancé que les cellules de la base de l'anneau initial, mais elles restent beaucoup plus méristématiques que les cellules parenchymatisées qui l'entourent.*

Les noyaux sont volumineux, à peine colorés par l'hématoxyline, et il n'existe, le plus souvent, qu'un très grand nucléole. On retrouve ici les caractères des noyaux de la zone apicale axiale du point végétatif. Cet îlot cellulaire correspond, lui aussi, à *un méristème en attente de fonctionnement* ; à ce stade, aucune mitose ne s'y produit.

A l'aisselle de la troisième feuille (fig. 47, II), on remarque que des cloisonnements périclines ont atteint la troisième assise. Seules les cellules des deux assises extérieures gardent leur orientation régulièrement

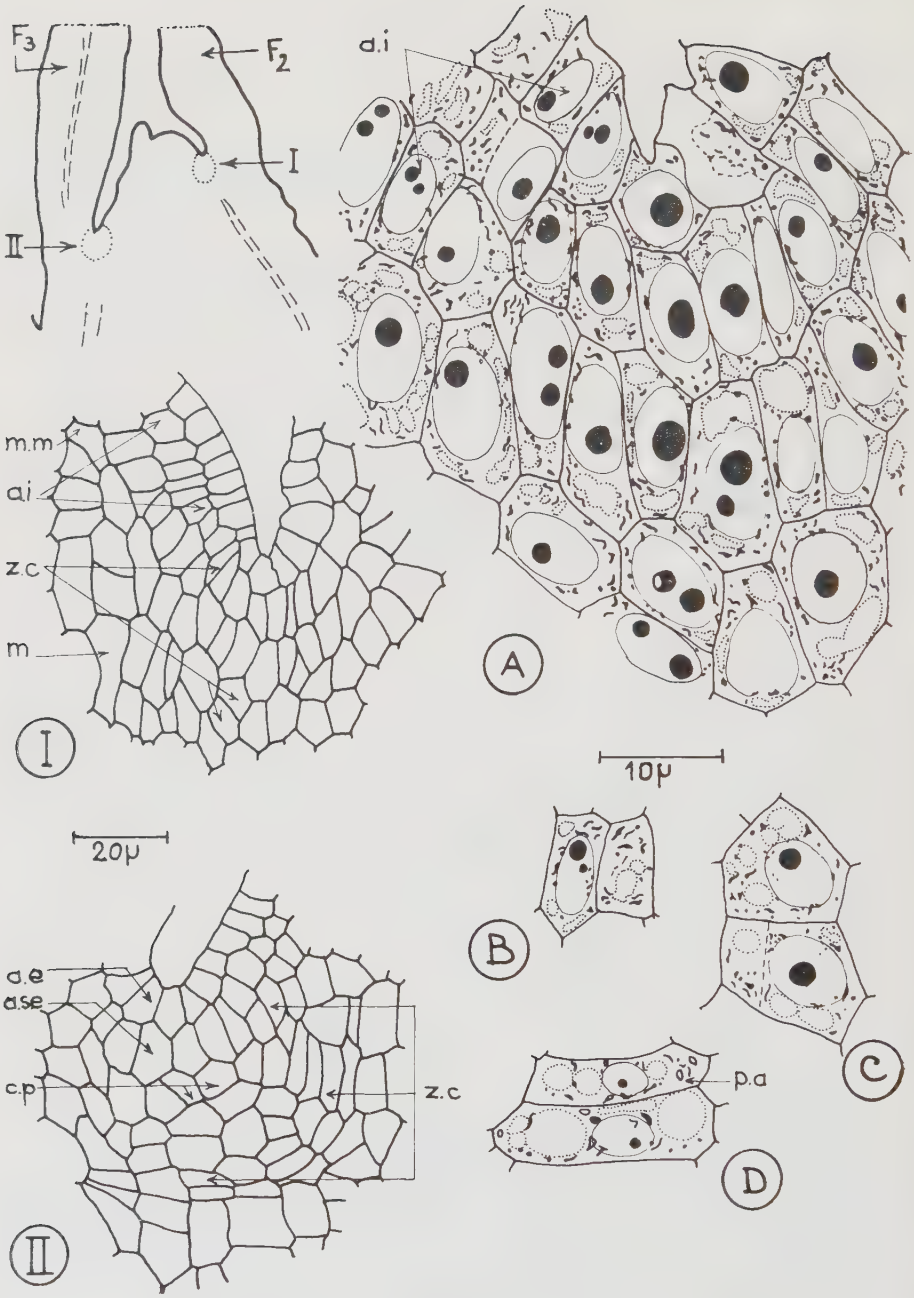


Fig. 47. — Elaboration des méristèmes axillaires dans la phase végétative en rosette. Etude sur coupes longitudinales.

Le schéma (en haut et à gauche) situe les méristèmes axillaires des deuxième (F_2) et troisième (F_3) feuilles formées par le point végétatif.

I et A. — *Méristème axillaire* de F_2. — I, disposition des cellules montrant

anticline. Alors qu'au stade précédent la zone en coquille commençait à être discernable vers le haut, elle gagne maintenant la partie inférieure et, là, ses cellules se superposent souvent aux cellules les plus inférieures du méristème proprement dit (celles qui proviennent des cloisonnements périclines de la troisième assise). On ne peut, cependant, pour ces cellules alignées, évoquer une origine commune, car les figures 47, I et A, ont indiqué que c'est dans la quatrième assise que prend naissance la zone en coquille.

Les caractères cytologiques du méristème axillaire montrent qu'aucune évolution, ni vers la différenciation, ni vers la dédifférenciation, ne s'est produite à leur niveau. Le chondriome et le vacuome des cellules superficielles (B) ou des cellules plus profondes (C), nouvellement formées, gardent un état identique à celui relevé au stade précédent (A). Par contre, les cellules de la zone en coquille (D) possèdent les caractères de cellules différenciées, avec un système vacuolaire développé et des plastes amylifères bien formés.

Il y a ainsi, à ce stade, un état de stabilité méristématique pour les cellules appartenant au méristème axillaire, tandis qu'une parenchymatisation atteint les cellules avoisinantes.

A l'aisselle de la quatrième feuille (Pl. II, 1 et A), les cloisonnements des cellules basales se sont multipliés, faisant saillir le méristème. Sous les deux assises extérieures, les cellules prennent l'aspect d'un méristème médullaire. La zone en coquille entoure maintenant complètement le bourgeon, mais elle est plus développée vers l'axe que vers la feuille.

Le méristème axillaire, sectionné dans le plan de la feuille axillante, prend l'aspect d'un « primordium gemmaire » qui apparaît homogène dans son état méristématique. Mais, sectionné dans un plan perpendiculaire (Pl. II, 2), c'est-à-dire dans le plan où doivent naître les deux pre-

---

que le méristème axillaire apparaît à la base de l'anneau initial (a. i.) dès la fin de sa régénération. Le méristème proprement dit est formé de trois épaisseurs de cellules et la zone en coquille (z. c.) commence à se distinguer vers le haut, et vers le bas du méristème par des cloisonnements périclines de la quatrième assise cellulaire. — A, état cytologique (Regaud-hématoxyline, Mac-Manus) montrant des cellules légèrement plus différenciées que celles de la région basale de l'anneau initial ; les nucléoles volumineux sont souvent uniques. (m., moelle ; m. m., méristème médullaire).

II, B, C et D. — *Méristème axillaire de* F_2. — II, la zone en coquille (z. c.) est plus évidente ; elle entoure encore partiellement les cellules du méristème. Des cloisonnements périclines (c. p.) sont visibles dans la troisième assise, le méristème médullaire se constitue. L'assise épidermique (a. e.) et sous-épidermique (a. s. e.) restent régulièrement rangées. — B, cellules de l'assise sous-épidermique et C, cellules nouvellement cloisonnées de la base, montrant un état cytologique identique à celui de la figure A. — D, cellules très différenciées avec plastes amylifères (p. a.) de la zone en coquille.

mières feuilles, le méristème axillaire apparaît structuré et la zonation y est très évidente. On reconnaît la zone apicale axiale claire, le méristème médullaire aux cellules bien orientées, et, latéralement, l'anneau initial très coloré. On remarque l'initiation des deux premières feuilles, qui se fait par des cloisonnements périclines de l'assise sous-épidermique. Deux cordons procambiaux remontent jusqu'à la partie inférieure de l'anneau initial. Assez bas, les cellules de la zone en coquille se retrouvent, grâce à leur disposition et à leur forme aplatie, au milieu de cellules très parenchymatisées.

Ainsi, une *section du méristème, orientée dans le plan où se situe l'organogénèse,* permet d'affirmer qu'à l'aisselle de la quatrième feuille *nous n'avons pas affaire à un véritable « primordium gemmaire »*, puisque celui-ci exige une uniformité méristématique qui n'existe pas ici. De plus, cette orientation du plan de coupe montre bien que *les cellules basales appartiennent au méristème médullaire.*

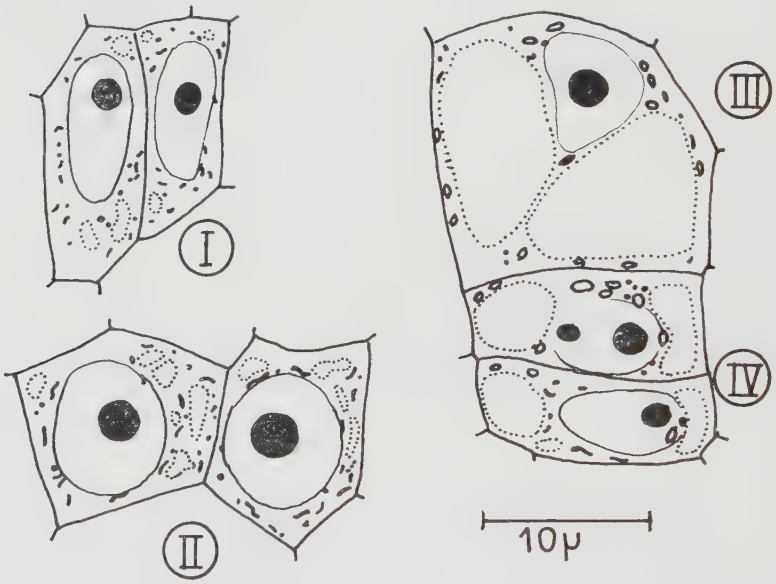


Fig. 48. — Etat cytologique du méristème axillaire d'une quatrième feuille de la phase en rosette.

I. — Cellules de l'anneau initial avant l'initiation de la première feuille. Les vacuoles sont petites et le chondriome est pulvérulent. Ces cellules ont subi une dédifférenciation.

II. — Cellules de la zone apicale axiale ayant gardé un état de différenciation limitée.

III. — Cellules médullaires très parenchymatisées.

IV. — Cellules de la zone en coquille.

L'étude cytologique du méristème axillant la quatrième feuille (fig. 48) montre qu'une évolution caractéristique s'est produite dans les cellules du flanc. Une dédifférenciation notable a provoqué une plus grande abondance de cytoplasme, par réduction des vacuoles, et le chondriome est devenu pulvérulent (fig. I) ; ainsi se définit l'anneau initial. Par contre, les cellules apicales (fig. II) ne manifestent aucun changement : elles gardent l'aspect présenté par l'ensemble des cellules qui constituaient le méristème axillaire de la deuxième feuille (fig. 47, A). Les cellules les plus inférieures du méristème axillaire (fig. III) sont des cellules médullaires parenchymatisées, accolées aux cellules très différenciées de la zone en coquille (fig. IV).

Les coupes longitudinales orientées dans le plan de la cinquième feuille (Pl. II, 3) montrent que le bourgeon s'est surélevé et que la zonation apparaît avec un anneau initial aux petites cellules très sidérophiles. Dans les tissus de l'axe, la zone en coquille peut être reconnue sous la forme d'un arc aux cellules aplaties.

A l'aisselle de la sixième feuille (Pl. II, 4), le bourgeon axillaire a formé sa troisième ébauche foliaire et on peut même remarquer l'initiation de la feuille suivante. A ce stade, la zone en coquille persiste encore.

En résumé :

Le méristème axillaire est apparent dès la fin de la restauration de l'anneau initial. Le chondriome et le vacuome ont subi une évolution vers une différenciation atténuée. Les noyaux présentent les caractères de ceux d'un méristème au repos.

C'est au moment de l'organogénèse que le point végétatif devient structuré et que les territoires actifs retrouvent des caractères très méristématiques. On rejoint l'idée de Buvat : *il y a des processus de différenciation* (limitée) *qui s'établissent dans les cellules d'un méristème axillaire, même lorsque celui-ci est précoce. La dédifférenciation intéresse, ensuite, exclusivement les cellules de l'anneau initial.*

La zone en coquille, comme l'avait signalé Schmidt chez certaines espèces, *délimite le méristème axillaire,* d'abord du côté du méristème apical puis, peu à peu, l'entoure complètement. *Elle est encore présente lorsque le bourgeon entame l'initiation de la quatrième feuille.*

Des cloisonnements périclines dans la troisième assise, c'est-à-dire dans l'assise la plus profonde de l'ilot cellulaire, sont les premiers à apparaître. Ils correspondent à la mise en place d'un méristème médullaire. La zone en coquille, directement à leur contact, *naît à partir de la quatrième assise.*

Il semble que *la zone en coquille ne participe pas à l'histogénèse du*

bourgeon axillaire, les tissus s'élaborant à partir de l'îlot de cellules cerné par elle.

II. — LE MERISTEME APICAL DE L'INFLORESCENCE AU STADE MOYEN DE SON FONCTIONNEMENT

A. — Définition du stade moyen de l'inflorescence

Il est celui qui correspond, en phyllotaxie, à des contacts parastiques de type 3.5.8. Quelquefois, il appartient au type 5.8.13, lorsque c'est le système d'ordre supérieur qui est atteint, en particulier sur des inflorescences très vigoureuses. Le stade moyen est la période durant laquelle le nombre de centres générateurs (5) et la taille de l'apex ne varient pas.

Ce moment précis n'est pas facile à saisir. En effet, un lot de plants est hétérogène : certains pieds forment plus de cent vingt fleurs, d'autres seulement une quarantaine. Ce sont, en général, les pousses les plus vigoureuses qui possèdent le plus grand nombre de fleurs, mais lorsque s'ébauche l'inflorescence, la plante est encore courte et le méristème est caché entre les feuilles en croissance, non encore étalées. On ne peut donc, par l'aspect du plant, déterminer si l'inflorescence sera fournie ou non.

Les observations ont montré que l'on peut situer ce stade au moment où la hauteur de l'inflorescence est de 1 à 2 mm et où vingt à trente fleurs sont ébauchées (il est possible de les compter avant la fixation, sous la loupe binoculaire). Ceci pour tous les pieds, quelle que soit leur vigueur et quelle que puisse être l'amplitude de développement que subit le méristème de l'inflorescence. Dans le cas d'une inflorescence pauciflore, le fonctionnement décroît ensuite rapidement ; dans le cas d'une inflorescence fournie, il se maintient stable plus longtemps et ne décroît que plus tard.

B. — Structure du méristème inflorescentiel

1°) Morphologie de l'apex

Au stade moyen de l'inflorescence, les coupes montrent des apex larges (env. 200 μ), *d'autres étroits* (env. 150 μ). Il semble logique d'attribuer les apex larges aux pieds qui pourront former une centaine de fleurs et les apex étroits à ceux qui en posséderont beaucoup moins. Mais l'observation de stades plus avancés montre que la durée du stade moyen varie dans d'assez grandes proportions d'un échantillon à l'autre. C'est ainsi que certains méristèmes, larges ou étroits, peuvent, après quarante à

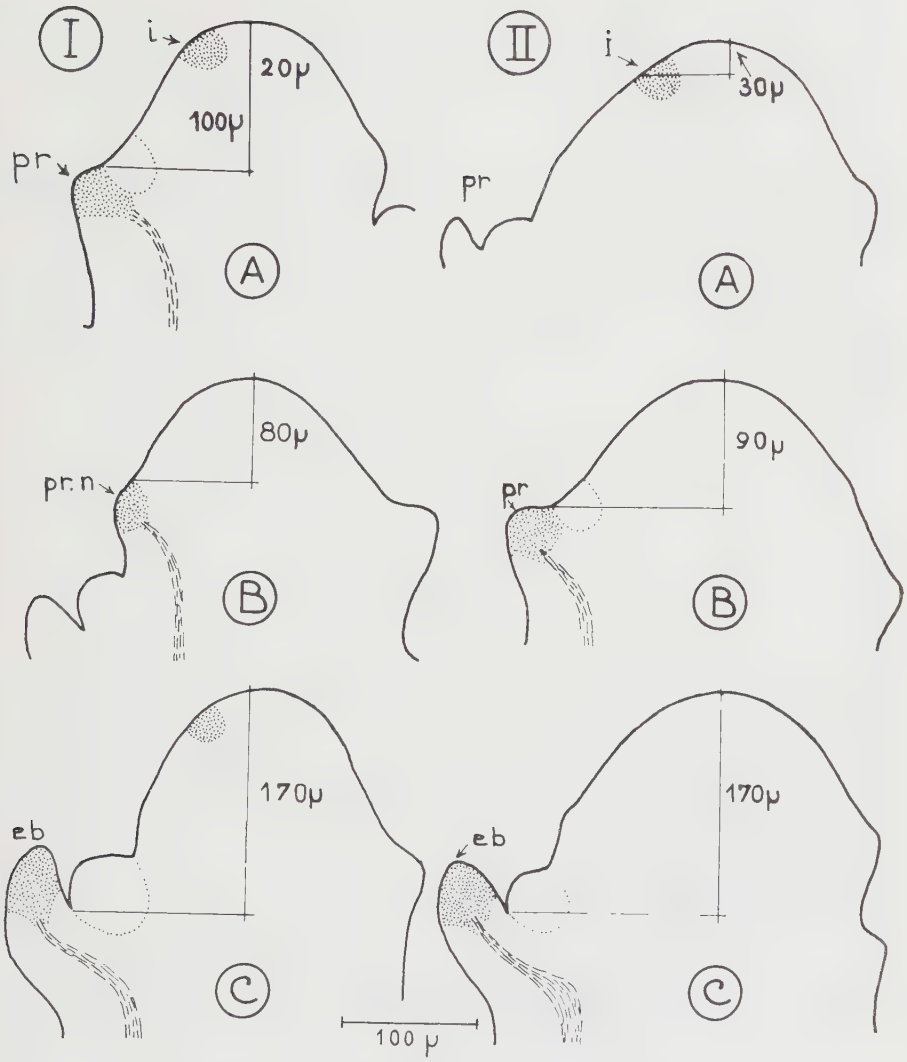


Fig. 49. — Stade moyen de l'inflorescence.

Schémas de coupes longitudinales dans le méristème, montrant les états successifs du développement de la bractée.

I, apex étroit ; II, apex large.

(eb., ébauche de bractée ; i., initium ; pr., primordium ; pr. n., primordium-naissant).

soixante fleurs élaborées, présenter encore les caractères du stade moyen ; ces inflorescences ont donc un stade moyen de longue durée. D'autres, par contre, à ce même stade, montrent les caractères d'une inflorescence en fin de fonctionnement. *Toutes les descriptions sont donc faites à partir de pousses ayant formé de vingt à trente fleurs au maximum.*

La caractéristique essentielle du cône apical est sa *hauteur.* Il est entièrement dégagé des jeunes bractées qu'il vient de former, tandis que le point végétatif d'une plante en rosette est enserré par la base des feuilles qui l'entourent.

Les bourgeons axillaires, qui doivent donner chacun une fleur précédée de deux bractéoles stériles, s'organisent très tôt et se développent immédiatement. La moelle est étroite et ne s'élargit que faiblement sous le méristème.

La figure 49 montre deux exemples de coupes longitudinales, réalisées dans un apex étroit (I), et dans un apex large (II).

L'ébauche d'une bractée (fig. I et II, C, eb.) est située à 170 μ du sommet. La partie extra-caulinaire est courte, mais son état de différenciation est déjà très avancé et le soubassement est parenchymatisé. *Pour une taille équivalente, une feuille de la plante en rosette n'est qu'un primordium situé au voisinage du sommet.*

Le primordium d'une bractée (fig. I, A et II, B, pr.) est à 90 ou 100 μ du sommet. Il n'a subi qu'une légère croissance verticale et, à son aisselle, le méristème du bourgeon floral est nettement délimité. Un stade un peu plus jeune du primordium (fig. I, B, pr. n.), ne déformant que très légèrement le flanc de l'apex par sa croissance horizontale, a été nommé « primordium-naissant » par Bersillon (1958 b) ; il est à 80 μ du sommet.

L'initium de bractée (fig. I et II, A, i.) est très près du sommet, à environ une vingtaine de microns.

Ainsi, dans l'inflorescence, les différentes phases de l'évolution d'une bractée s'échelonnent en hauteur sur le cône apical et les distances au sommet sont à peu près équivalentes, que l'apex soit large ou étroit. Dans le point végétatif, au contraire, les trois états de développement d'une feuille se retrouvent sensiblement au même niveau. Ce comportement semble lié à une organogénèse très rapide dans l'inflorescence où 40 à 120 bractées sont formées en quelques semaines, tandis que, dans le point végétatif, l'organogénèse est plus lente, une quinzaine de feuilles seulement étant élaborées en huit mois environ.

Dans le méristème apical de la plante construisant son inflorescence terminale, retrouve-t-on la zonation décrite dans le point végétatif ? Retrouve-t-on le même fonctionnement de l'anneau initial ? Par des méthodes d'étude identiques à celles utilisées pour le point végétatif, la structure du point inflorescentiel va être analysée.

2°) Zonation de l'apex (Pl. IV, B et Pl. VI, A)

La zonation du point inflorescentiel est *moins évidente* que celle du point végétatif.

Certaines préparations histologiques (Navachine-hématoxyline) permettent de délimiter assez nettement une *zone apicale axiale* claire, *toujours réduite*, et une zone latérale plus foncée qui correspond à *l'anneau initial*. D'autres préparations, par contre, montrent une intensité de coloration à peu près uniforme sur une calotte périphérique, ne permettant pas alors, par la coloration, de délimiter ces deux territoires.

Le *méristème médullaire*, dans tous les cas, se distingue facilement par l'aspect et la disposition de ses cellules. Il remonte très haut dans l'apex et débute à partir des quatrième ou cinquième assises extérieures. Sur certains échantillons, ces cellules caractéristiques ont été retrouvées directement sous les deux premières assises.

3°) Relevés de mitoses
(fig. 50, I et II)

Le fonctionnement très rapide de l'apex fait qu'un relevé de mitoses permet de localiser facilement les régions de plus grande activité.

Il n'est pas nécessaire de superposer les coupes médianes de plusieurs échantillons sur un même schéma, comme on le fait ordinairement pour le point végétatif, car l'abondance des mitoses dans un seul apex donne déjà des indications suffisantes. De plus, cette superposition n'est pas souhaitable en raison, d'une part, des différences de taille de l'apex, même au stade moyen et, d'autre part, en raison des contours variables que présentent les coupes suivant le plan de section par rapport à l'ensemble des lieux de l'organogénèse.

La photographie de la planche IV, B et les schémas de la figure 50 mettent en évidence les lieux d'activité dans un méristème large et dans un méristème étroit.

La *zone apicale axiale* apparaît dépourvue de mitoses ; il arrive que l'on puisse en rencontrer, mais elles sont rares. Elle est donc un territoire à l'état de repos mitotique correspondant à une zone non active. Cette région est réduite par rapport au volume de l'apex, mais *elle n'est pas moins importante* que celle tracée dans le point végétatif de la phase en rosette.

Les mitoses qui bordent la zone axiale apicale appartiennent à l'*anneau initial*, qui construit des bractées et des fleurs, et au *méristème médullaire*.

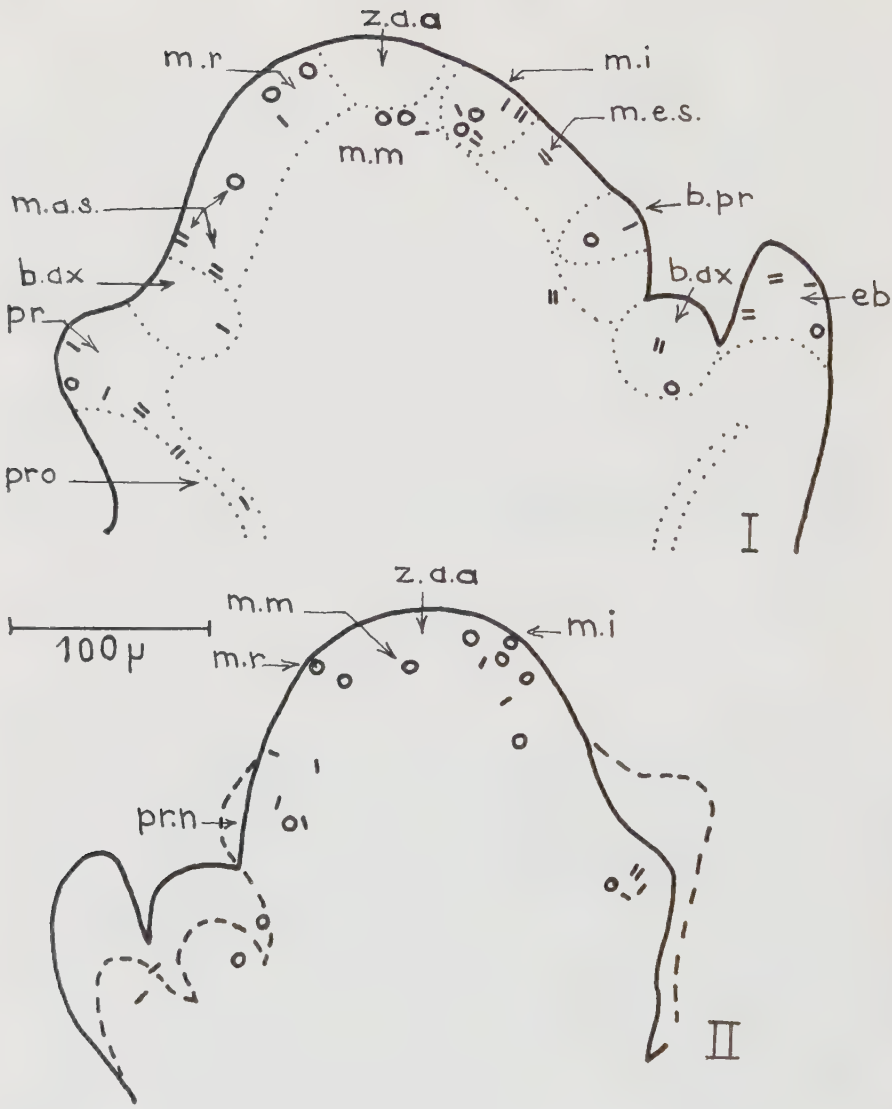


Fig. 50. — Stade moyen de l'inflorescence.

I. — Relevé de mitoses effectué sur 4 coupes médianes d'un seul échantillon dont l'apex est large.

II. — Relevé de mitoses effectué sur 3 coupes médianes d'un apex étroit. (Les deux contours, en trait plein et en trait interrompu, sont les limites externes de l'apex sur les coupes observées.)

(b. ax., bourgeon axillaire floral ; b. pr., bord d'un primordium ; eb., ébauche bractéale ; m. a. s., mitoses d'accroissement du soubassement ; m. e. s., mitoses d'épaississement du soubassement ; m. i., mitoses d'initiation bractéale ; m. m., mitoses du méristème médullaire ; m. r., mitoses de régénération de l'anneau initial ; pr., primordium ; pr. n., primordium-naissant ; pro., procambium ; z. a. a., zone apicale axiale).

o, prophase ; —, métaphase ; =, anaphase et télophase.

Les caryocinèses, situées sur les flancs de l'apex, correspondent à des activités différentes suivant leur position en hauteur et leur orientation : mitoses d'initiation groupées en un ensemble près du sommet (m. i.), mitoses assurant l'accroissement en hauteur du soubassement (m. a. s.) et son épaississement (m. e. s.) et, au-dessus d'un primordium, mitoses de régénération de l'anneau initial (m. r.).

4°) Test de Brachet
(Pl. V)

Lorsque la coloration au vert de méthyle-pyronine n'est pas trop accentuée, il est possible de déceler *une intensité de coloration moins importante dans la zone apicale axiale.* L'anneau initial se colore en rose foncé dans sa partie supérieure et en rose clair dans sa partie inférieure. *Ceci indique une richesse en ribonucléoprotéines plus importante au niveau de l'initiation des bractées qu'au niveau de leur soubassement.* Les primordiums, les cordons procambiaux et les bourgeons axillaires sont très colorés. *Le méristème médullaire, rose intense dans sa partie supérieure, s'éclaircit rapidement vers le bas.*

5°) Etude cytologique
(fig. 51)

Une étude cytologique détaillée va permettre d'analyser plus précisément les régions qui viennent d'être décrites.

Dans la *zone apicale axiale* (fig. I), le rapport nucléo-plasmatique est assez élevé et les nucléoles, le plus souvent uniques, sont volumineux. Les vacuoles sont nombreuses ; certaines sont assez étendues. Le chondriome est formé de chondriocontes allongés dont certains s'épaississent légèrement prenant des formes complexes ; il y a peu de mitochondries.

La zone de régénération de l'anneau initial (fig. III) *est plus méristématique.* Les nucléoles sont généralement plus nombreux, ce qui est un caractère du noyau interphasique. Les vacuoles sont petites. Le chondriome est surtout représenté par des bâtonnets, quelques filaments minces et des mitochondries.

Le lieu de l'initiation (fig. II, i.) *semble encore plus méristématique que la zone de régénération,* par l'aspect du système vacuolaire, composé de vacuoles très petites et granuleuses, et un chondriome représenté par des éléments plus minces et moins colorables ; il semble aussi que l'on puisse y déceler une plus grande abondance de mitochondries. La dédifférenciation qui se produit dans les cellules de la zone de régénération, aux lieux mêmes de l'initiation, n'est certes pas d'emblée évidente, mais

Fig. 51. — Stade moyen de l'inflorescence. Etude cytologique des différents territoires du méristème (Regaud, hématoxyline, Mac-Manus).
En haut et à droite, schéma de localisation des régions étudiées.

I, Zone apicale axiale. — II, Flanc de l'apex, initium bractéal (i.) très méris-

elle peut y être décelée par un examen attentif. Elle a une signification importante dans le fonctionnement de l'anneau initial.

Les cellules du méristème médullaire (fig. IV) possèdent des vacuoles vastes, des plastes amylifères différenciés, un chondriome allongé et épaissi. Très près du sommet, les tanins s'accumulent dans les vacuoles et empêchent souvent une bonne fixation du noyau (fig. V).

La région du flanc de l'apex, située au-dessus d'une ébauche bractéale (fig. II), montre avec beaucoup de netteté l'évolution cytologique qui s'est produite à l'intérieur des cellules de l'anneau initial, lorsque, la régénération étant terminée, il va entrer de nouveau en organogénèse, dans ce secteur, par l'initiation d'une bractée.

Depuis l'initium jusqu'aux cellules de la zone en coquille bordant le méristème axillaire de l'ébauche sous-jacente, on remarque *une différenciation progressive et accentuée* .

Dans l'initium, nous avons déjà décrit des vacuoles granuleuses et petites ; en dessous, elles sont filamenteuses et plus étendues, puis globuleuses et assez vastes. Le chondriome, pulvérulent dans l'initium, est plus allongé, puis épaissi dans les cellules sous-jacentes. Des plastes commencent ensuite à se former ; ils se reconnaissent comme des éléments très colorés, épais et déformés. Enfin, plus bas, on distingue très nettement des plastes amylifères en grande abondance.

A la base, la limite de la zone en coquille (z. c.) apparaît brusquement avec des cellules moins différenciées. Il n'y a pas de plastes amylifères. Les vacuoles sont légèrement plus petites et les chondriosomes longs et minces.

Dans toute cette région, les noyaux gardent le même caractère : par la présence de plusieurs nucléoles, ce sont des noyaux interphasiques. En effet, nous avons montré que c'est une région en activité mitotique : mitoses d'initiation dans la partie supérieure et mitoses d'accroissement et d'épaississement du soubassement de l'initium dans la partie inférieure.

En résumé :

Dans le sommet méristématique de l'inflorescence, la délimitation des territoires se retrouve analogue à celle tracée dans le point végétatif. Une

---

tématique ; dans son soubassement (s.) une différenciation progressive s'installe avec formation de plastes (p.) et de plastes amylifères (p. a.) ; les cellules de la zone en coquille (z. c.) se reconnaissent, vers le bas, par leur forme et leur état moins différencié. — III, Cellules de la zone de régénération de l'anneau initial. — IV, Cellules du méristème médullaire. — V, Cellules rapidement différenciées de la moelle avec des plastes amylifères (p. a.) et des tanins (t.) qui empêchent une bonne fixation du noyau (n.).

zone apicale axiale légèrement différenciée présentant une activité mitotique très restreinte, surmonte un méristème médullaire assez différencié où l'activité mitotique est importante. L'anneau initial est riche en mitoses sur toute sa hauteur. L'intensité méristématique y présente un gradient décroissant du haut vers le bas : la région supérieure, fournissant la partie extra-caulinaire de la bractée, nécessite, pour son développement, un méristème actif alors que la région inférieure, fournissant le segment de la bractée, se différencie très tôt, n'ayant plus qu'à s'accroître.

Cette spécialisation, déjà annoncée dans l'anneau initial ayant terminé sa régénération, avait été décrite dans le point végétatif. Mais elle y apparaissait sur une hauteur de tissu beaucoup moins grande et avec une netteté moins accentuée.

Nous allons suivre l'ontogénèse d'une bractée et de son méristème axillaire en rapport avec le fonctionnement de l'anneau initial.

C. — Evolution d'une bractée. Formation des méristèmes axillaires en rapport avec le fonctionnement de l'apex

1°) Etude morphologique

Le stade moyen de l'inflorescence correspond à une phyllotaxie où, comme nous l'avons indiqué, des contacts parastiques de type 3.5.8 ou de type 5.8.13 sont réalisés. Sur un même secteur du cône apical, au-dessus d'une bractée, c'est donc soit la huitième, soit la treizième bractée suivante qui prend naissance. Il s'est écoulé soit huit, soit treize plastochrones entre deux initiations bractéales superposées. Ce fait est important dans une comparaison avec le fonctionnement du point végétatif de la phase en rosette, car, à ce stade, il ne s'écoule que trois plastochrones entre deux initiations foliaires sur un même secteur.

La comparaison entre le schéma établi pour la croissance d'une bractée (fig. 52) et celui établi pour la croissance d'une feuille (fig. 43) apporte les résultats suivants :

1. — *L'augmentation de hauteur du flanc de l'apex inflorescentiel est très importante pendant la transformation « initium-primordium-ébauche » de bractée* (de l'ordre de 160 μ). Elle reste plus faible dans un point végétatif au cours des mêmes étapes de la croissance d'une feuille (de l'ordre de 70 μ).

2. — *La croissance en hauteur montre sa plus grande variation pendant la transformation « initium-primordium-naissant » de bractée.* Elle ne varie pas pendant la transformation « initium-primordium » de feuille.

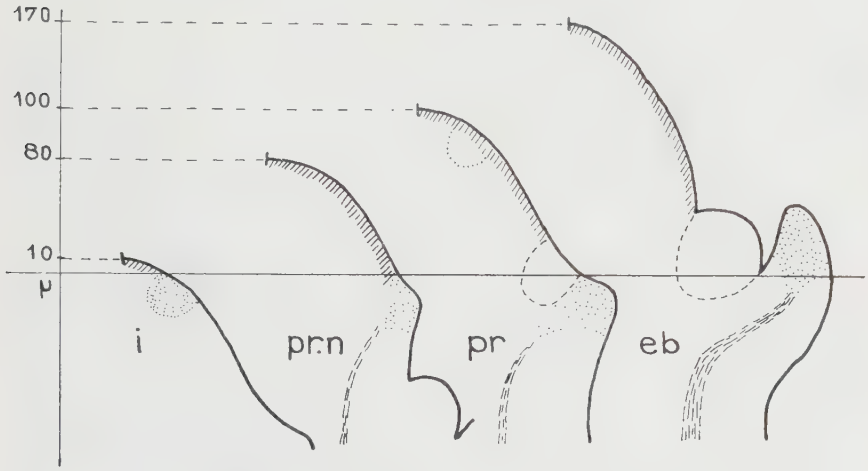


Fig. 52. — Stade moyen de l'inflorescence. Schéma de l'organogénèse apicale.
La hauteur du cône apical est indiquée par son contour souligné de hachures. Le trait horizontal est tracé au niveau de l'insertion de la bractée en croissance. Le bourgeon axillaire est dessiné par un trait interrompu.
Stade de l'initium (i.), du primordium-naissant (pr. n.), du primordium (pr.) et de l'ébauche (eb.).

3. — *L'anneau initial se restaure au-dessus d'un initium de bractée.* Il se restaure au-dessus d'une ébauche de feuille. Et l'on peut dire que *la restauration précède en quelque sorte la croissance propre de la bractée,* tandis qu'elle suit le début de la croissance d'une feuille. Ce fait s'explique par une régénération rapide de l'anneau initial dans l'inflorescence, s'accordant parfaitement avec un rythme d'organogénèse très accentué, et une régénération lente dans le point végétatif qui forme peu de feuilles dans un temps assez long.

4. — *Le méristème axillaire* est identifiable à l'aisselle d'un *primordium de bractée dans l'inflorescence,* et à l'aisselle *d'une ébauche de feuille dans le point végétatif.*

2°) Etude histo-cytologique sur coupes longitudinales

a) *Initium de bractée.*

L'initium de bractée a déjà été décrit. Il est le lieu le plus méristématique de l'apex (fig. 51, II, i.). Situé près du sommet, il se reconnaît comme un îlot de cellules riche en mitoses (fig. 50, I et II, m. i.).

L'initium d'une feuille débute par une mitose péricline de l'assise sous-épidermique. Il est possible que l'initium d'une bractée débute de la même façon ; mais ce stade n'a pu être saisi, car, s'il existe, il doit être suivi de peu par l'entrée en mitose des cellules avoisinantes.

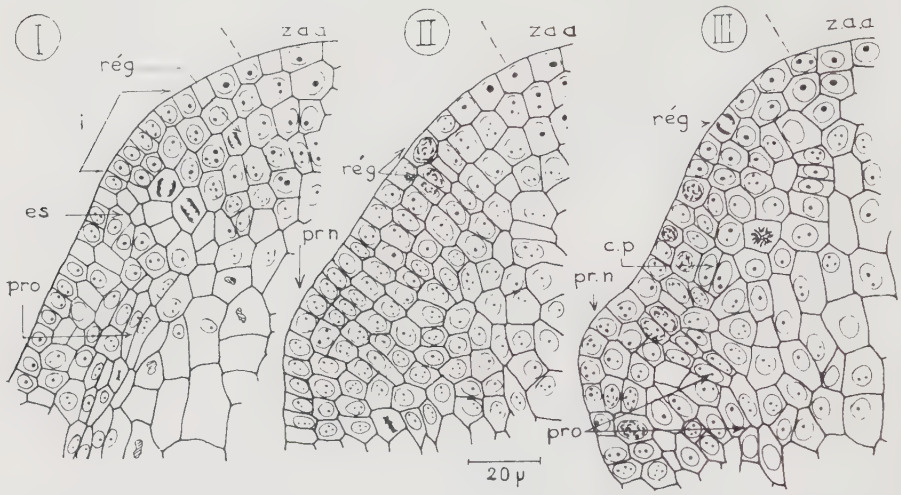


Fig. 53. — Stade moyen de l'inflorescence. Régénération de l'anneau initial et croissance d'une bractée.

I. — Stade de l'initium bractéal (i.). Juste au-dessus, au voisinage des cellules de la zone apicale (z. a. a.), une mitose indique le début de la régénération de l'anneau initial (rég.). Le soubassement de l'initium montre des cloisonnements périclines assurant sa croissance en épaisseur (e. s.) et un cordon de procambium (pro.) net.

II. — Stade du primordium-naissant (pr. n.). La régénération (rég.) de l'anneau initial se poursuit.

III. — Stade du primordium-naissant et initiation du méristème axillaire par un cloisonnement péricline (c. p.) dans la troisième assise ; la régénération de l'anneau initial se continue vers le haut.

Juste au-dessus de cet îlot, assez souvent, une division anticline indique, déjà, le début de la régénération de l'anneau initial (fig. 53, I, rég.). Le segment de l'initium est constitué ; il est assez différencié.

b) *Primordium-naissant.*

Le stade du primordium-naissant sans indication du méristème axillaire est difficile à saisir ; c'est, en effet, à ce moment, que le bourgeon floral commence à se former.

Un primordium-naissant est caractérisé par une croissance horizontale (fig. 53, II, pr. n.). Au-dessus de lui, des cellules, régulièrement rangées

et aplaties, semblent provenir de mitoses anticlines ; elles constituent *la zone de régénération de l'anneau initial.* Cette restauration se poursuit dans les cellules les plus hautes du flanc (rég.) au voisinage des cellules grandes et polyédriques de la zone apicale axiale.

Au-dessus du primordium, l'état cytologique du flanc de l'apex est rigoureusement homogène, aussi bien pour les cellules situées juste au-dessus du primordium (celles qui donneront le méristème axillaire) (fig. 54, II), que pour les cellules situées plus haut (dans le lieu de la régé-

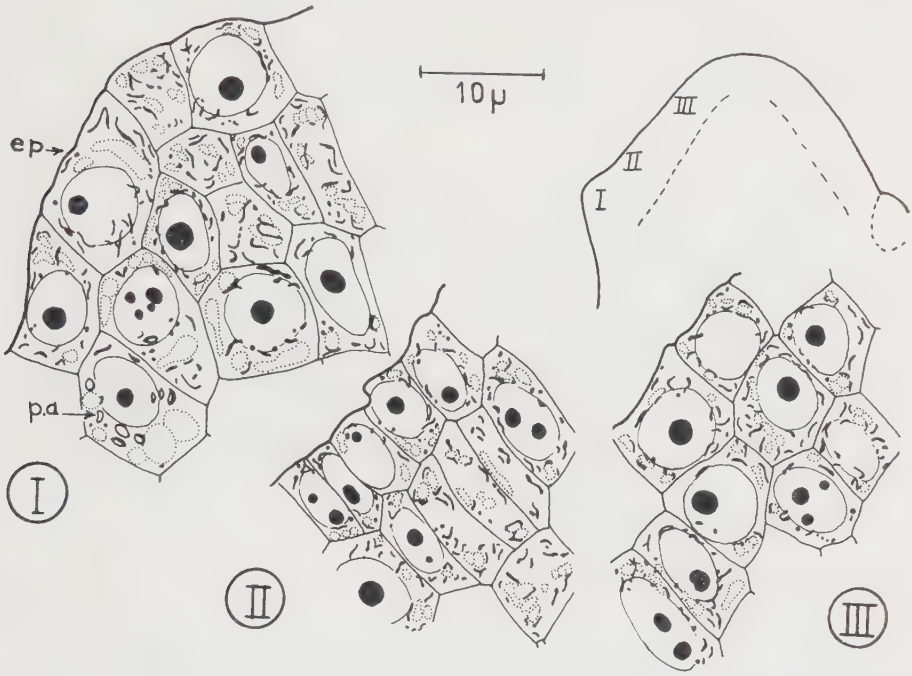


Fig. 54. — Stade moyen de l'inflorescence. Etude cytologique du flanc de l'apex. En haut et à droite, schéma de localisation des régions étudiées.

I, Sommet d'un primordium. — II, Région inférieure de l'anneau initial où se situera l'initiation du méristème axillaire. — III, Région supérieure de l'anneau initial en régénération. — (Explications dans le texte).
(ep., épiderme ; p. a., plaste amylifère).

nération active) (fig. 54, III). C'est un état de légère différenciation par rapport à celui d'un initium (fig. 51, II, i.), car le système vacuolaire y est un peu plus développé et le chondriome formé d'éléments plus allongés.

Le primordium-naissant qui commence juste à poindre n'est pas homogène dans son aspect cytologique (fig. 54, I). Les cellules épidermiques

sont pourvues de chondriosomes filamenteux et flexueux, de grande taille, et le système vacuolaire y est assez important. Dans la partie sommitale et axiale, deux ou trois cellules sous-épidermiques sont les plus méristématiques ; mais elles montrent déjà une légère différenciation : il y a de nombreux chondriocontes, des bâtonnets et peu de mitochondries ; les vacuoles sont nombreuses et assez grandes. Dans les assises plus profondes du primordium, les chondriosomes s'épaississent nettement, et juste en dessous de la partie sommitale, sous l'épiderme, des plastes amylifères sont déjà nombreux. Ainsi, le parenchyme dorsal de la bractée s'avance presque jusqu'à son sommet.

Un primordium-naissant de bractée est donc dans un état de différenciation histologique et cytologique très avancé.

c) *Primordium-naissant avec initiation du méristème axillaire.*

Un stade à peine plus avancé que celui décrit précédemment montre le début de la mise en place du méristème axillaire (fig. 53, III). *La première indication en est une mitose péricline dans la troisième assise extérieure.* Ce cloisonnement (c. p.) se retrouve fréquemment et peut ainsi être considéré comme *le début de l'initiation d'un méristème axillaire floral.*

Sur la figure, on voit que les cellules environnantes entrent en mitose. Le cordon de procambium, dans le soubassement de la bractée, suit un trajet courbe, se dirigeant vers la pointe du primordium. La régénération de l'anneau initial est visible dans la partie supérieure du flanc.

Ainsi, *l'initium gemmaire provient d'une prolifération particulière des cellules de la base de l'anneau initial.*

d) *Primordium de bractée et méristème axillaire individualisé.*

Le méristème axillaire floral est ensuite cerné par la zone en coquille qui l'entoure d'emblée complètement (Pl. VI, A).

La bractée est un primordium qui a subi un début de croissance verticale, mais il n'est méristématique que pour les quelques cellules du sommet et le procambium continue à se différencier suivant une courbe rejoignant ces cellules.

Dans le méristème axillaire, les cellules épidermiques (fig. 55, I, B, a. ep.), sous-épidermiques (A et B, a. s. ep.) et celles de la troisième assise recloisonnée (B, 3e a.) sont dans un état méristématique semblable, présentant une légère différenciation. *Cet état est analogue à celui rencontré dans les cellules de la phase de restauration de l'anneau initial* (fig. 54, II) *dont elles proviennent. Depuis ce moment, les cellules n'ont donc évolué, ni vers la différenciation, ni vers la dédifférenciation.*

Par contre, *les cellules de la zone en coquille* qui bordent cet îlot méristématique présentent un système vacuolaire plus développé et un

chondriome épaissi. Outre leur forme, *cet état de différenciation assez poussé* permet de les reconnaître facilement. L'épaississement du chondriome montrant que des plastes sont en train de se former est plus important dans la partie de la zone en coquille située sous le méristème (fig. 55, B, z. c.) que dans sa partie latérale supérieure (A, z. c.). Peut-être ce caractère est-il en relation avec leur situation : les premières sont au voisinage des cellules adultes de la moelle, les secondes contre les cellules méristématiques de l'anneau initial.

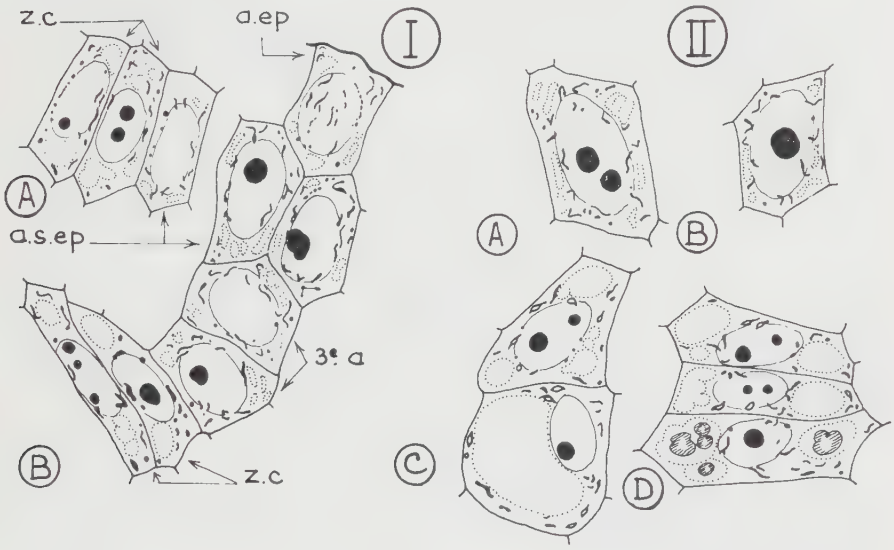


Fig. 55. — Stade moyen de l'inflorescence. Etude cytologique du méristème axillaire (Regaud, hématoxyline, Mac-Manus).

I. — Le méristème axillaire est au stade de celui de la planche VI A ; A, partie latérale supérieure du méristème : (a. s. ep.), cellule de l'assise sous-épidermique et (z. c.) zone en coquille ; B, partie axiale du méristème : (a. ep.), assise épidermique et (3e a.), 3e assise recloisonnée.

II. — Le méristème est à un stade analogue à celui de la planche VI B ; A, cellule de l'assise sous-épidermique dans la région axiale ; B, cellule de l'assise sous-épidermique dans les flancs ; C, cellules basales du méristème ; D, cellules de la zone en coquille.
(Explications dans le texte).

e) *Ebauche de bractée. Entrée en organogénèse du méristème axillaire.*

Par des cloisonnements périclines, répétés dans les cellules de sa base, le méristème axillaire fait saillie. Il est à l'aisselle d'une ébauche bractéale (Pl. VI, B) qui croît par l'activité de ses cellules les plus apicales. Dans

l'épaisseur de la lame extra-caulinaire, la plus grande place est réservée aux cellules procambiales.

Les deux assises extérieures du bourgeon forment une calotte périphérique où l'état cytologique est homogène. Le chondriome et les vacuoles présentent, comme au stade précédent, une légère différenciation aussi bien dans les cellules du sommet (fig. 55, II, A) que dans les cellules des flancs (B). Par contre les cellules plus profondes qui proviennent de cloisonnements à partir de la troisième assise (C) subissent une évolution très nette vers la parenchymatisation, avec de grandes vacuoles et des plastes amylifères. Les cellules de la zone en coquille (D) forment aussi des plastes amylifères et leurs vacuoles accumulent des tanins : elles ont acquis l'état adulte. Aucune organisation structurale n'indique une organogénèse en cours.

A un stade plus avancé (Pl. VI, C), le bourgeon est devenu volumineux et la jeune bractée s'est allongée. La zone en coquille est encore visible, mais elle commence légèrement à s'estomper, dans la partie médiane, par élongation de ses cellules. Cette élongation s'accentuant, elle va disparaître rapidement. Au moment où le bourgeon initie les sépales, elle se retrouve de part et d'autre de l'insertion du bouton floral, mais plus tard, lorsque la fleur met en place les carpelles, il n'y en a plus aucune trace. Ainsi, *la zone en coquille s'efface rapidement dans un bourgeon floral* ; dans un bourgeon végétatif, nous avons vu qu'elle est encore présente lorsqu'il entame l'initiation de sa quatrième feuille.

Cette étude du méristème axillaire dans le plan de la bractée axillante doit être complétée par l'observation des coupes réalisées dans un plan longitudinal, perpendiculaire au précédent, celui dans lequel doivent naître les deux bractéoles.

La figure 56 montre l'évolution du bourgeon jusqu'à un stade précédant la naissance des sépales :

— En I, le méristème fait légèrement saillie sur les bords de la bractée. (C'est un stade intermédiaire entre celui de la planche VI, A, et celui de la planche VI, B). La zone en coquille prend une forme assez aplatie et ses cellules sont sur la voie de la parenchymatisation (A). Au-dessus, *le méristème est cytologiquement homogène* (B). Rappelons que, *pour une taille équivalente, un bourgeon axillaire végétatif est nettement structuré.*

— En II (et Pl. VI, D), le méristème, bien que volumineux, ne montre encore *aucune zonation* sur les préparations histologiques. Les préparations cytologiques, par contre, indiquent une *légère dédifférenciation dans les cellules du flanc* (fig. II, A), surtout au niveau du système vacuolaire formé d'éléments plus petits, alors que dans les cellules axiales apicales (fig. II, B), l'état méristématique n'a pas évolué.

— En III (et Pl. VI, E), le méristème a formé les deux bractéoles et

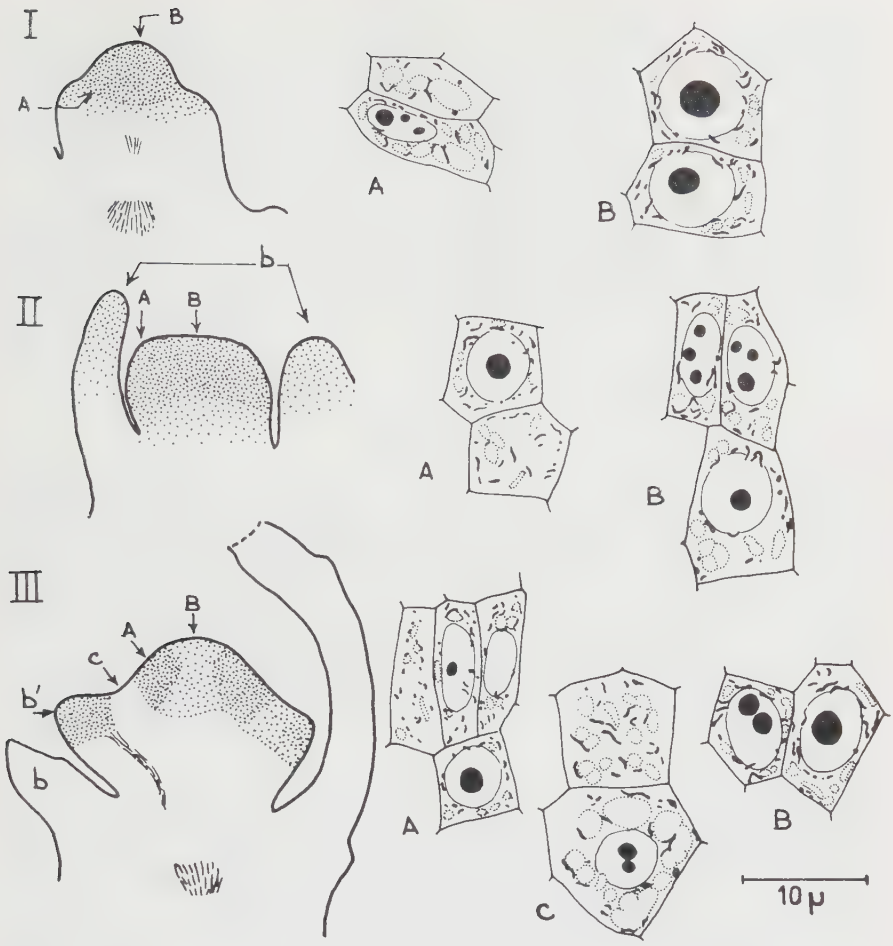


Fig. 56. — Stade moyen de l'inflorescence. Méristème axillaire sectionné dans un plan tangentiel à l'axe.

I. — Stade intermédiaire entre celui de la planche VI A et celui de la planche VI B. Début du gonflement du méristème. Etat cytologique homogène : en B, cellules des 2e et 3e assises, dans l'axe du bourgeon ; en A, cellules de la zone en coquille.

II. — Stade précédant l'initiation des bractéoles. Cellules des 2e et 3e assises dans les flancs (A), où une très légère dédifférenciation est visible, et dans l'axe (B).

III. — Stade précédant l'initiation des sépales de la fleur. Une zonation peut être tracée. Cellules des 2e et 3e assises dans les flancs (A), où la dédifférenciation s'accentue ; dans la zone apicale (B) et à l'aisselle de la bractéole (C).
(b., bractée ; b'., bractéole).

l'initiation des sépales se prépare. La zonation est évidente, avec une zone axiale apicale claire, surmontant le méristème médullaire et encadrée par l'anneau initial très coloré. L'état cytologique de la zone axiale apicale reste stable (fig. III, B), alors que la dédifférenciation s'accentue dans les cellules des flancs (fig. III, A) ; le chondriome y est pulvérulent et les vacuoles petites et granuleuses. A l'aisselle de la bractéole, dans son axe (fig. III, C), les cellules sont parenchymatisées avec de grandes vacuoles, des chondriosomes allongés et des plastes amylifères. En effet, les bractéoles sont stériles : elles n'axillent aucun bourgeon.

3°) Etude sur coupes transversales (fig. 57)

L'initium bractéal (fig. I) se reconnaît sur les coupes transversales, comme sur les coupes longitudinales, par des *mitoses localisées* à une distance allant de 20 à 30 μ sous le scalp. Ces mitoses n'entraînent aucune déformation locale du contour de la coupe et l'angle d'insertion peut approximativement être évalué à 27°.

Le *primordium-naissant* (fig. II) déforme légèrement le contour de l'apex ; son angle d'insertion est d'environ 33°. Il y a une très légère augmentation de l'insertion relativement à l'agrandissement de l'axe à ce niveau.

Un primordium plus âgé (fig. III) se présente sous la forme d'une protubérance faisant nettement saillie à l'extérieur. Le méristème axillaire est présent puisqu'on rencontre des cloisonnements internes marquant la zone en coquille (z. c.), mais ses cellules font partie intégrante de l'axe et de la bractée ; il ne peut être délimité. L'angle d'insertion du primordium reste de 33°. Donc, pendant que s'élabore le méristème axillaire et qu'ainsi une croissance horizontale, importante, de l'ensemble se produit, aucune augmentation de l'angle d'insertion ne se manifeste.

L'ébauche de bractée (fig. IV) possède un bourgeon axillaire maintenant individualisé. L'insertion se fait dans un angle de 45° (B). Juste au-dessus, la largeur de la bractée est sensiblement équivalente à celle du bourgeon (A).

Une bractée plus âgée (fig. V) est le fait d'une croissance au niveau des parties latérales restées méristématiques (A), mais l'insertion garde la même valeur que celle mesurée au stade précédent (B).

Le schéma (fig. VI) montre que l'angle d'insertion de la bractée, aux stades étudiés, passe, comme nous l'avons dit, de 27° à 33°, et de 33° à 45°. La bractée garde une insertion restreinte.

Il n'en est pas de même dans un point végétatif, où un initium de feuille s'accroît pendant un certain temps aux dépens de l'anneau initial en deve-

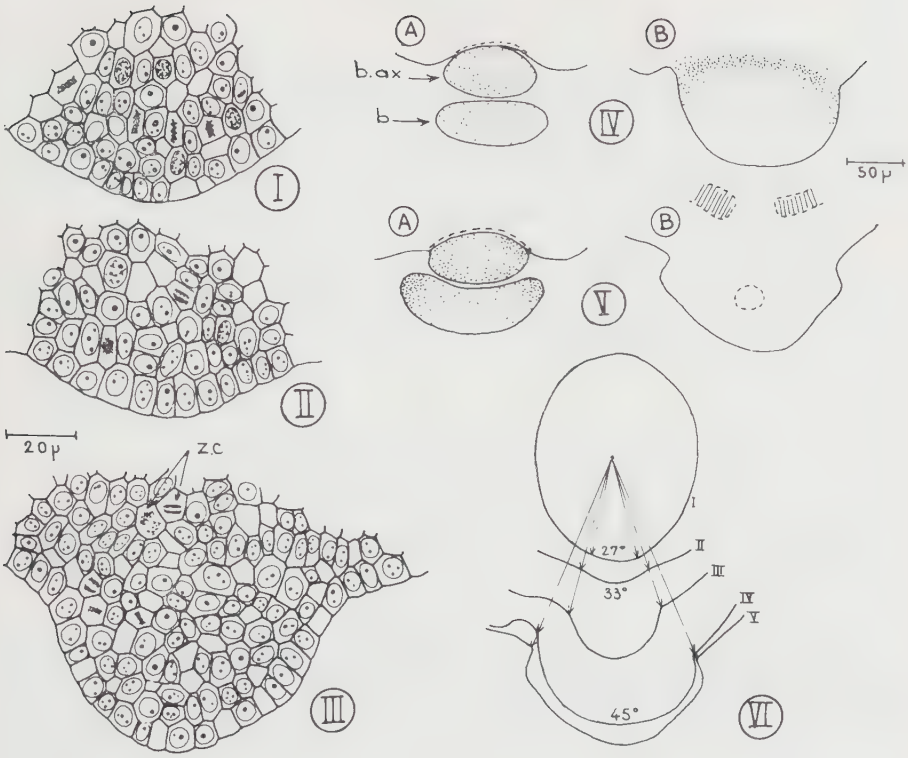


Fig. 57. — Stade moyen de l'inflorescence. Evolution de la bractée et de son bourgeon axillaire en coupe transversale.

I. — L'initium de bractée ne déforme pas le contour de l'apex. Il se reconnaît comme un îlot de cellules en mitoses, proche du sommet.

II. — Le primordium-naissant déforme légèrement le contour de la coupe par un début de croissance horizontale.

III. — Un primordium un peu plus âgé contient, dans son aisselle, le méristème axillaire, bordé vers l'intérieur par des mitoses qui indiquent la zone en coquille (z. c).

IV. — L'ébauche de bractée (b.) et son bourgeon axillaire (b. ax.). — A, au-dessus de l'insertion. — B, à l'insertion.

V. — Une ébauche de bractée plus âgée. — A, au-dessus de l'insertion et B, à l'insertion.

VI. — Schéma réalisé en superposant les contours de coupes au niveau de l'insertion de la bractée, aux stades montrés sur les figures. L'angle d'insertion d'un initium est de 27° (I), celui d'un primordium-naissant et celui d'un primordium avec l'indication du méristème axillaire sont de 33° (II et III), celui d'une ébauche jeune ou âgée est de 45° (IV et V). — Remarquer la faible augmentation de l'angle d'insertion d'une bractée au cours de son évolution. Depuis l'initium I jusqu'à l'ébauche V, le périmètre de l'axe augmente.

nant un primordium, et que l'élargissement de l'insertion se poursuit autour de l'axe au fur et à mesure que la feuille va vers l'état adulte, jusqu'à atteindre 360°. Il est plus difficile, dans ce cas, de déterminer la valeur du segment proprement dit, relativement à l'insertion de l'ensemble de la feuille. Dans l'inflorescence, l'insertion totale de la bractée semble avoir une valeur réelle, elle correspond au segment.

L'étude de la contiguïté au stade moyen de l'inflorescence a été développée dans le chapitre traitant de la phyllotaxie, où nous avons signalé que les rapports de contiguïté peuvent être suivis sur cinq hélices, aboutissant à cinq foyers d'initiation.

Résumé des observations relatives à la formation d'un bourgeon axillaire floral

Le méristème axillaire floral apparaît plus précocement qu'un méristème axillaire végétatif et suivant un mode légèrement différent dans le début de son établissement.

Son initiation se reconnaît, à l'aisselle d'un primordium-naissant de bractée, à la base de l'anneau initial en cours de régénération, par une mitose péricline dans la troisième assise cellulaire.

A l'aisselle d'un primordium de bractée, le méristème axillaire est délimité par une *zone en coquille qui l'entoure d'emblée complètement. Son état méristématique est identique à celui des cellules de la zone de régénération de l'anneau initial dont il provient.* Les cellules de la zone en coquille évoluent, au contraire, rapidement vers l'état adulte.

Plus tard, le massif cellulaire fait saillie par l'effet de cloisonnements dans ses cellules basales (celles qui sont situées sous les deux premières assises extérieures).

Il y a une différence essentielle entre un bourgeon axillaire végétatif et un bourgeon axillaire floral : le dernier traverse *une phase de gonflement avant d'entrer en organogénèse.* Ce phénomène peut être comparé à l'augmentation de volume d'un point végétatif terminal dans sa transformation en bouton floral (Buvat, Bersillon). Il est alors composé d'un capuchon méristématique, dont l'état cytologique n'a subi aucune évolution, surmontant un méristème médullaire en différenciation.

Après la naissance des bractéoles, *au moment de l'initiation des sépales, une dédifférenciation accentuée se produit dans les flancs, créant ainsi un anneau initial reconnaissable.*

L'absence de zonation, au moment où naissent les bractéoles, peut s'expliquer par l'activité qui se produit dans l'ensemble des cellules des assises extérieures pour conduire à l'augmentation de volume. Un état de repos n'apparaît pas, alors, dans la partie apicale axiale.

La zone en coquille s'estompe en premier dans la région axiale sous-jacente au bourgeon, par élongation de ses cellules. Les deux portions latérales disparaissent ensuite.

Résumé et conclusions relatives au fonctionnement d'un méristème apical végétatif et inflorescentiel

Nous avons observé une zonation et décrit un anneau initial dans le point végétatif et dans le méristème inflorescentiel.

1° *La zonation.*

Dans le point végétatif, la zonation est mise en évidence surtout sur les coupes histologiques (Navachine - hématoxyline) par les caractères de coloration et par l'examen cytologique des différents territoires. Elle peut aussi être retrouvée par la répartition des acides ribonucléiques et par les statistiques de mitoses.

Dans le méristème inflorescentiel, la zonation est mise en évidence surtout par les relevés de mitoses et les caractères cytologiques. La répartition des acides ribonucléiques et les colorations histologiques permettent assez souvent de la retrouver. La présence de préparations uniformément colorées sur une calotte périphérique peut s'expliquer par *la réduction de la zone apicale* par rapport à l'ensemble de l'apex, et par l'activité du méristème où *cinq centres générateurs* forment un grand nombre de bractées en un temps restreint. Nous verrons plus loin que, à la fin de la phase végétative, au moment du passage à l'inflorescence, le méristème subit une phase d'augmentation de volume par multiplication cellulaire en même temps que l'organogénèse latérale se poursuit : la zone apicale axiale a donc été le siège d'une activité mitotique propre.

2° *Le fonctionnement de l'anneau initial.*

L'initiation d'une feuille débute par des cloisonnements périclines dans l'assise sous-épidermique de l'anneau initial.

L'initium d'une bractée est un îlot de cellules en mitoses situé dans le flanc de l'apex, près du sommet. Cet îlot englobe les trois assises extérieures, sur une hauteur de trois ou quatre cellules.

Les processus de régénération de l'anneau initial, à l'aisselle d'un organe foliaire (feuille ou bractée), se font par des *mitoses anticlines.* Ils s'établissent au-dessus d'un primordium dans le point végétatif et au-dessus d'un initium dans le méristème inflorescentiel.

La régénération de l'anneau initial assure la croissance verticale du méristème.

La *différenciation* qui atteint les cellules de la partie inférieure de l'anneau initial régénéré prélude à la *formation du segment* de la feuille ou de la bractée. Elle est plus accentuée dans une inflorescence. Au contraire, la *dédifférenciation* qui se manifeste dans les cellules de la partie supérieure de l'anneau initial, lors de l'initiation, est à l'origine de la *lame extra-caulinaire* de la feuille ou de la bractée.

Discussion sur le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial

Le terme de « plastochrone » a été créé par Askenasy (1880) et repris par Louis (1935). Il désigne le temps qui s'écoule entre deux productions successives de primordiums foliaires. Suivant les modes phyllotaxiques : feuilles alternes, feuilles opposées-décussées ou feuilles verticillées, respectivement une, deux ou plusieurs feuilles sont des *productions* simultanées de l'apex. Le méristème répète, *à chaque production,* les mêmes processus, et ce fonctionnement périodique caractérise donc ce que l'on peut appeler « *le fonctionnement plastochronique du méristème apical* ».

Schmidt (1924), travaillant sur des plantes à feuilles opposées-décussées, montre que l'apex, au cours d'un plastochrone, passe d'une « valeur minimale » au moment de l'érection des primordiums à une « valeur maximale » avant l'érection des deux primordiums suivants. La disposition étant opposée-décussée, l'aire maximale est orientée à 90° de la précédente.

Louis (1935) pense que le fonctionnement plastochronique de l'apex est lié à la formation du « soubassement foliaire » (Grégoire, 1935 b). Les portions qui s'ajoutent à l'aire minimale, lorsqu'elle passe à l'aire maximale, sont précisément celles qui vont se soulever en protubérances foliaires. Ainsi, s'il n'y a pas dans une plante de « soubassement foliaire », il ne peut y avoir de fonctionnement plastochronique de l'apex.

Buvat (1955 a), dans une publication relatant les travaux récents sur le méristème apical de la tige, définit ainsi le fonctionnement de l'anneau initial dans le point végétatif :

« Avant la prochaine initiation foliaire, l'apex se restaure : 1) par régénération de l'anneau initial, ce qui s'effectue par prolifération anticline des quelques cellules subsistantes de l'anneau initial à la base du dernier primordium et 2) par élargissement de l'apex dans le secteur où naîtra la prochaine feuille, c'est-à-dire par la répétition, dans ce nouveau secteur, du processus initiateur de *croissance horizontale.*

« L'apex recouvre ainsi son *aire maximale* et les processus se répètent. Le fonctionnement que nous venons de schématiser est donc *périodique*, et sa période est un *plastochrone.*

« Cette périodicité, avec alternance d'*aires maximales* et d'*aires mini-*

males, avec succession de processus de *croissance horizontale* et de *croissance verticale,* est caractéristique du *fonctionnement végétatif,* ou *plastochronique,* par lequel l'axe édifie la tige feuillée. »

On peut en déduire que, lorsque ces caractères précisément définis ne sont pas observés, le fonctionnement plastochronique n'existe pas et ce n'est pas dans un anneau initial que se fait l'organogénèse.

Nous pensons que l'alternance des deux phases « *aire minimale - aire maximale* » n'est véritablement nette que dans un apex fournissant des feuilles opposées-décussées où la *surrection simultanée de deux primordiums opposés* ampute l'apex, de part et d'autre, de la presque totalité de l'anneau initial, créant ainsi une aire minimale. Pour les plantes à feuillage alterne, où les centres générateurs répartissent les initiations dans un sens hélicoïdal, à chaque production foliaire, un seul secteur de l'anneau initial subit cette amputation, suivie, après l'érection du primordium, d'un élargissement. C'est ainsi que Bersillon (1951, 1955 a), chez le *Papaver,* est amené à considérer *l'activité sectoriale* de l'anneau initial. Il écrit (1955 a) : « Chaque secteur de l'anneau initial est doté d'une activité périodique ; chaque période comporte une série de trois phases : *repos relatif* (cellules parfaitement ordonnées, mitoses assez rares), *phase morphogène* (siège d'une prolifération cellulaire intense, le secteur engendre un initium), *phase de restauration* (une mince bande de tissu, non utilisée par l'érection du primordium, se cloisonne radialement. Ce qui a pour résultat de régénérer l'anneau initial et de redonner à l'apex sa forme saillante). »

Dans le méristème apical de l'Aigremoine, nous avons retrouvé la « phase morphogène » qui installe l'initium foliaire, et la « phase de restauration de l'anneau initial », par des *cloisonnements anticlines* à l'aisselle du primordium, qui redonne au méristème sa hauteur normale. Le « repos relatif » serait le moment où l'anneau initial est entièrement régénéré à l'aisselle d'une ébauche, avant l'initiation de la feuille directement superposée. C'est le stade où une zonation cytologique apparaît dans la hauteur de l'anneau initial, la base plus différenciée fournissant le soubassement de la feuille et le sommet plus méristématique, par l'initiation proprement dite, donnant la lame extra-caulinaire.

Camefort (1950 b, 1951, 1954, 1956), observant un anneau initial dans les apex de Gymnospermes, insiste sur l'évolution cytologique des flancs du cône apical. Il écrit (1956) : « Définir l'anneau initial par son haut degré de méristématisation n'est pas suffisant ; il faut préciser qu'il est en outre le siège d'*un processus de dédifférenciation cellulaire* aboutissant, à la base de l'anneau initial, à l'état méristématique requis par la genèse foliaire. *Ce processus de dédifférenciation, localisé dans les flancs de l'apex, nous paraît, comme nous l'avons déjà souligné, l'élément fondamental de la définition de l'anneau initial... La surrection d'un primordium*

foliaire respecte toujours, entre celui-ci et la zone apicale, une bande méristématique d'anneau initial, plus ou moins étroite, suivant les espèces. Les cellules de cette portion réservée d'anneau initial, moins méristématiques que celles qui ont participé à l'initiation foliaire, prolifèrent sans aboutir immédiatement à la genèse d'une nouvelle feuille ; elles assurent ainsi, dans le secteur du point végétatif considéré, la croissance en hauteur de l'anneau initial. »

Camefort n'inclut pas, dans le fonctionnement de l'anneau initial, cette notion de « croissance horizontale », essentielle pour certains auteurs.

Ainsi, la définition de l'anneau initial et de son fonctionnement varie selon les auteurs. Il est certain que d'une espèce à l'autre, ou pour une même espèce d'une phase à l'autre, des variations importantes apparaissent. Plusieurs faits interviennent :

— *Le mode de placement des feuilles.* Un apex fournissant des feuilles opposées-décussées n'a pas le même aspect qu'un apex fournissant un feuillage alterne.

— *Le nombre de centres générateurs.* Un anneau initial doit présenter des modalités de fonctionnement différentes suivant qu'il travaille avec deux centres générateurs ou avec cinq centres.

— *Le rythme dans l'organogénèse.* Un point végétatif change de forme lorsqu'il passe d'une période de vie ralentie à une période active.

— *La nature des organes fournis.* Un méristème met en place des écailles, des feuilles ou des bractées. Et, suivant la nature de cette production, il peut se comporter de façon particulière.

C'est dans l'inflorescence que la définition donnée à l'anneau initial prend un caractère important. En effet, les auteurs qui reconnaissent un anneau initial dans le point végétatif, ne le retrouvent pas obligatoirement dans l'inflorescence.

Deux opinions principales sont à retenir. Elles sont opposées. *L'anneau initial* observé dans la période végétative, ou bien *se maintient* pour former les organes de l'inflorescence, bractées et fleurs, quel que soit le type d'inflorescence (type grappe terminée ou non, type cyme), ou bien *disparaît* plus ou moins rapidement et les cellules actives sont celles du méristème d'attente qui, se multipliant activement, approvisionnent les flancs de l'apex où se situent encore les lieux de l'organogénèse.

Ainsi, Buvat (1952, 1955 a), Lance (1954 b, 1956 a, 1957), Favard (1956 b, 1960 a et b), Lance et Rondet (1957, 1958 a, 1959), Poux (1958, 1960 b), Lance-Nougarède (1960), Magin (1960), ne retrouvant pas l'anneau initial tel qu'il a été défini dans le point végétatif (fonctionnement plastochronique avec alternance d'aires minimales et d'aires maximales), estiment qu'il *disparaît* au moment du passage à l'état inflorescentiel.

L'autre point de vue, qui considère l'anneau initial comme étant tou-

jours le méristème organogène dans l'inflorescence, est soutenu par BERSILLON (1956, 1957, 1958 a et b), HADJ-MOUSTAPHA (1957, 1959), PHELOUZAT (1957, 1962 a et b), BONNAND (1959 b), VESCOVI (1960, 1961 b).

Les divergences entre ces opinions sont en rapport certainement avec le mode d'inflorescence observé ou avec des caractères biologiques différents, tels que le développement annuel ou bisannuel (PLANTEFOL, 1957), mais elles peuvent aussi être dues aux caractères de la définition de l'anneau initial.

Il est possible que le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial, tel que l'a défini BUVAT pour le point végétatif, ne puisse se retrouver avec ses caractéristiques précises dans toutes les inflorescences. La définition de BERSILLON, moins stricte, semblerait s'appliquer plus facilement. C'est ainsi qu'à propos du *Reseda lutea* il écrit : « L'examen des coupes transversales, aussi bien que celui des coupes longitudinales, montre l'*alternance* de secteurs en activité et de secteurs à l'état de repos relatif. Cette alternance, jointe à la disposition hélicoïdale des organes engendrés, permet de conclure au fonctionnement plastochronique de l'apex inflorescentiel. »

Nous pensons que les recherches doivent être poursuivies, aussi bien dans les inflorescences où la morphologie montre des aspects excessivement variés, que dans le point végétatif où tous les cas n'ont pas été épuisés. Un jour, à la lumière de toutes ces observations accumulées, quelqu'un pourra ou bien choisir la définition la meilleure, celle qui s'approche le plus de la vérité, ou bien en créer une autre d'esprit plus large. A ce moment, les inflorescences de type analogue pourront sans doute s'expliquer par un même schéma de fonctionnement. Il n'a pas été de notre but de choisir, mais seulement d'apporter une contribution à ce problème en relatant nos observations personnelles et notre opinion sur ce que nous pensons être le fonctionnement dans la grappe de l'Aigremoine.

III. — EVOLUTION DU MERISTEME DANS LA CONSTRUCTION DE LA POUSSE AERIENNE

A. — Le bourgeon souterrain

En juillet, une tige d'Aigremoine montre, à sa base, plusieurs bourgeons souterrains, gonflés, blancs et chargés de réserves (voir première partie, chapitre I). L'un d'eux, plus volumineux, est en train de construire la pousse aérienne de l'année suivante ; les autres, plus petits, restent dormants car un ou deux pieds, seulement, se développent chaque année à partir du rhizome.

A cette époque, les petits bourgeons forment des écailles et le gros bourgeon, plus avancé, forme des « écailles-feuilles ». Chacun possède

des racines adventives qui le fixent au sol et assurent les fonctions de nutrition.

1°) Structure en coupe transversale (fig. 58)

La première écaille E_1 entoure et protège entièrement le bourgeon. Elle forme, à sa base (fig. I), une gaine fermée. A un niveau supérieur (fig. II) une rupture apparaît, marquant ici un arrêt de la croissance. Cette zone est située sur le côté, rendant l'écaille asymétrique.

L'écaille suivante, E_2, est en face de E_1 ; sa base forme aussi un anneau, mais le niveau de la séparation se fait presque dans le plan de son axe.

E_1 et E_2 possèdent des bourgeons axillaires en activité (fig. I et III). *Ils peuvent être à l'origine de la pousse qui s'épanouira deux ans plus tard.*

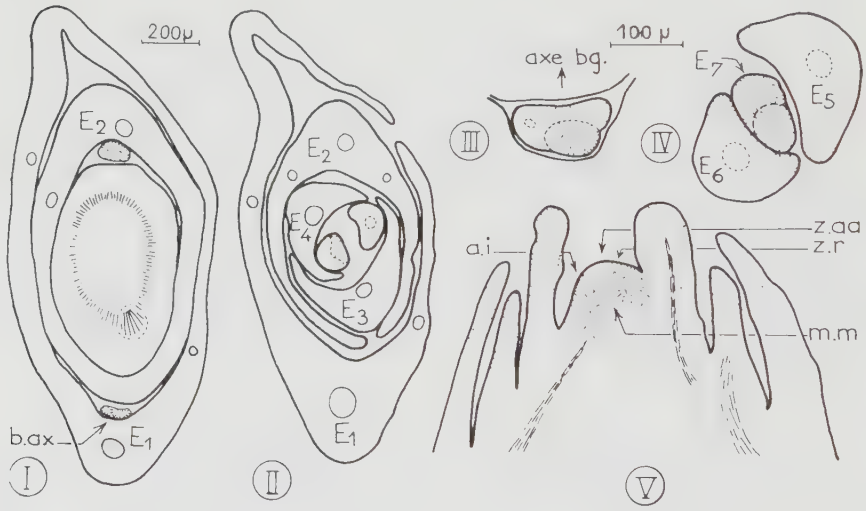


Fig. 58. — Bourgeon souterrain.

I et II. — Coupes transversales dans le bourgeon. L'axe de la plante est à gauche des figures. — I, les deux premières écailles E_1 et E_2 forment à leur base une gaine fermée ; elles possèdent chacune un bourgeon axillaire en activité. — II, disposition phyllotaxique ; E_1 est très asymétrique.

III. — Bourgeon axillaire de E_1 en organogénèse.

IV. — Point végétatif du bourgeon principal. Les écailles jeunes sont épaisses.

V. — Coupe longitudinale suivant le petit axe du bourgeon.

(a. i., anneau initial ; axe bg., axe du bourgeon ; b. ax., bourgeon axillaire ; m. m., méristème médullaire ; z. a. a., zone apicale axiale ; z. r., zone de régénération de l'anneau initial ; E_1 à E_7, numérotation des écailles dans leur ordre d'apparition).

Le plan de symétrie de E_3 est décalé par rapport à celui de E_1 ; dans le même sens, E_4 s'éloigne de E_2. Pour les écailles suivantes, la divergence diminue progressivement et la phyllotaxie spiralée, caractéristique de l'espèce, s'établit.

Au niveau du méristème (fig. IV), le point végétatif est de faible taille relativement à l'épaisseur importante des jeunes écailles qu'il vient de former. *A ce moment, l'organogénèse est lente et les plastochrones sont longs.*

2°) Structure en coupe longitudinale
(fig. 58, V)

Le méristème est un dôme surbaissé. La zone apicale axiale, le méristème médullaire et l'anneau initial dans les différentes étapes de son fonctionnement, peuvent facilement être observés. Sur la figure présentée, l'anneau initial est en restauration active à l'aisselle d'une jeune écaille (z. r.) ; il est entièrement régénéré (a. i.), avec une zone en différenciation dans sa moitié inférieure, au-dessus d'une écaille plus âgée.

Le bourgeon, observé en juillet, possède encore une forme aplatie, car il est appliqué contre la pousse. Une section transversale de celui-ci est ainsi grossièrement ovale. Les coupes longitudinales effectuées suivant le grand ou le petit axe montrent que l'apex présente la même structure. L'écorce conserve à peu près la même épaisseur ; seule la moelle est ou très large, ou très étroite, selon le plan de la coupe.

Les phénomènes de croissance en hauteur du bourgeon se poursuivent simultanément à l'organogénèse.

En conclusion, *le point végétatif du bourgeon souterrain formant des écailles ou des « écailles-feuilles » présente la même structure générale et le même type de fonctionnement que le point végétatif fournissant les feuilles de la phase en rosette.*

3°) Etude des réserves
(fig. 59)

Les recherches faites sur des organes frais ont montré de l'amidon en grande quantité et quelques lipides. Il est nécessaire de connaître leur répartition dans les différentes zones du méristème.

Plusieurs techniques ont été employées et celle qui a donné les meilleurs résultats est la suivante :

— Les bourgeons, dégagés de leurs écailles les plus extérieures, sont fixés par le liquide de Meves. Après inclusion dans la paraffine, des coupes de deux microns d'épaisseur sont effectuées au microtome.

L'observation directe après déparaffinage montre déjà l'abondance des *inclusions lipidiques colorées en brun-noir* par le fixateur lui-même.

L'emploi du rouge de ruthénium donnant une *coloration rose aux membranes* permet de délimiter précisément les territoires par le tracé des contours cellulaires. On y adjoint l'action du *réactif iodo-ioduré* (réactif de Guilliermond) mettant en évidence l'*amidon par une teinte bleue violacée.*

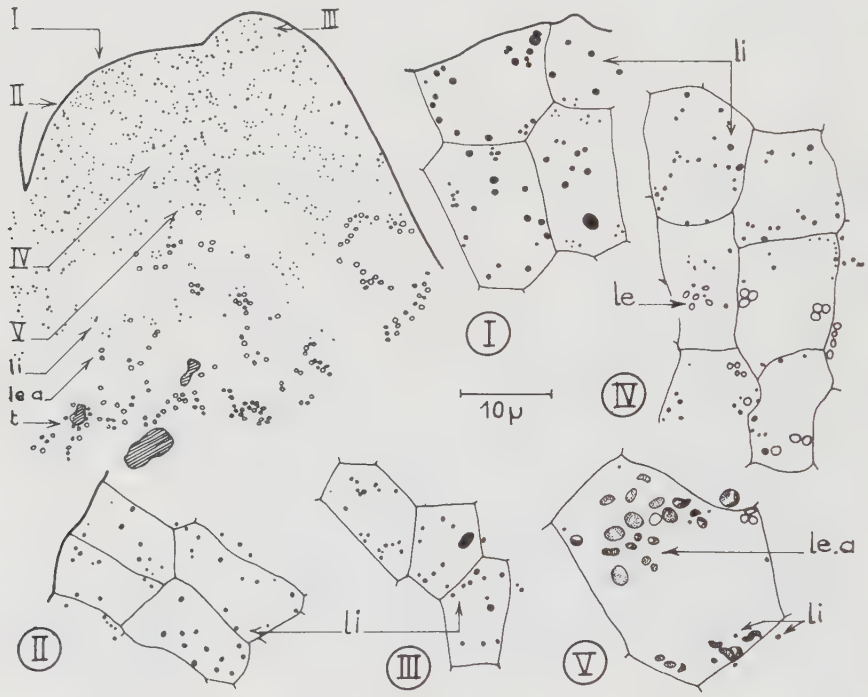


Fig. 59. — Réserves du bourgeon souterrain.

En haut et à gauche, répartition des réserves dans le point végétatif et localisation des régions étudiées.

I, zone apicale axiale ; II, anneau initial en régénération ; III, sommet d'un jeune primordium ; IV, méristème médullaire ; V, cellule en différenciation de la moelle.

(le., leucoplaste ; le. a., leucoplaste amylifère ; li., lipides ; t., tanins).

Les coupes sont rapidement déshydratées et montées au baume de Canada.

Les lipides sont très abondants dans le méristème proprement dit et dans le sommet des primordiums, alors que l'amidon se répartit à la base des primordiums, dans les écailles développées et dans la moelle.

Une étude plus détaillée montre que *les globules lipidiques sont nom-*

breux et volumineux dans les cellules de la zone apicale (fig. I, li.). *Ils sont aussi nombreux, mais plus petits dans la zone de régénération de l'anneau initial* (fig. II), *dans le sommet des primordiums* (fig. III) *et dans le méristème médullaire au niveau de sa partie supérieure* (fig. IV).

L'anneau initial, le sommet des primordiums et le méristème médullaire sont des territoires en activité mitotique ; ils sont gorgés de globules lipidiques, ce qui peut montrer que ce type de réserves n'entrave pas l'activité de prolifération cellulaire. De plus, ces observations montrent que la répartition des granules lipidiques ne peut aider dans l'établissement d'une zonation, puisqu'ils sont aussi nombreux dans les territoires actifs que dans la zone apicale, si ce n'est que là ils sont nettement plus volumineux. Enfin, leur présence ne peut, non plus, caractériser un lieu méristématique, puisqu'ils disparaissent en tant que réserve lorsque la pousse grandit (dans le point végétatif de la phase en rosette, la quantité de ces constituants n'est que très faible et peut ne pas être remarquée).

La partie supérieure du point végétatif ne possède aucun grain d'amidon décelable. Mais en suivant les cellules depuis le sommet du méristème médullaire jusqu'à la moelle (fig. IV et V), on remarque que leur élaboration se fait progressivement et de façon concommitante à la disparition des globules lipidiques. Dans le haut du méristème médullaire, seuls les lipides (li.) sont visibles en grande quantité. Puis, dans les cellules suivantes, quelques *leucoplastes* (le.), grains assez volumineux, incolores, apparaissent ; la proportion de globules lipidiques s'atténue alors. Plus bas, au niveau des cellules de la moelle, cette proportion devient encore plus faible et les leucoplastes abondent ; ils sont devenus amylifères (le. a.), car, dans leur substance, des plages bleues violettes (dues à une coloration par l'iode) indiquent une accumulation d'amidon. Les formes des *amyloplastes* sont d'autant plus compliquées qu'ils sont plus gros.

L'étude qui vient d'être faite met, ainsi, en évidence, le *changement du type de réserves* se produisant avec la différenciation cellulaire.

Lorsque le bourgeon grossit et grandit, le point végétatif, fournissant les « écailles-feuilles », les « feuilles-écailles » et les premières vraies feuilles, garde la même structure et le même type de fonctionnement. Durant la saison froide, jusqu'aux mois de février et mars, la plante est dans la « phase en rosette ». C'est le stade qui a été choisi pour décrire en détail le point végétatif.

B. — La phase végétative d'élongation

En avril et au début du mois de mai, la phase végétative se poursuit par une « phase d'élongation ». La plante forme les dernières vraies feuilles dont la disposition reste encore identique à celle de la phase en

rosette. Le sommet méristématique est porté nettement au-dessus du sol par un allongement rapide des entre-nœuds. *La croissance en hauteur caractérise ce stade de l'ontogénèse.*

1°) Structure et fonctionnement du point végétatif

Au cours de la phase végétative d'élongation, l'apex se présente sous la forme d'un *dôme élevé,* dégagé des primordiums qui viennent de naître (Pl. III, A). La hauteur du cône apical, lorsque l'anneau initial est entièrement régénéré, atteint et dépasse 100 μ, alors que, dans un point végétatif au stade en rosette, elle n'est que de 50 μ environ. La plante entre dans une *phase d'organogénèse intense,* et c'est par *une régénération rapide et fournie que l'anneau initial élève les dimensions du cône apical.*

Les trois territoires structuraux sont nettement identifiables :

— *La zone apicale axiale,* claire sur les préparations histologiques, présente des noyaux gonflés, pâles, aux nucléoles peu nombreux et volumineux (Pl. III, A). Le cytoplasme renferme des vacuoles assez vastes. Le chondriome est formé d'éléments hétérogènes : quelques mitochondries apparaissent dans l'abondance des chondriocontes allongés (fig. 60, I).

— *Le méristème médullaire* est constitué de cellules *relativement hautes* (Pl. III, A). Les noyaux arrondis possèdent des nucléoles multiples. Les vacuoles sont peu nombreuses et vastes. Le chondriome est différencié (fig. 60, II), cependant il ne présente pas de plastes amylifères assez loin du sommet.

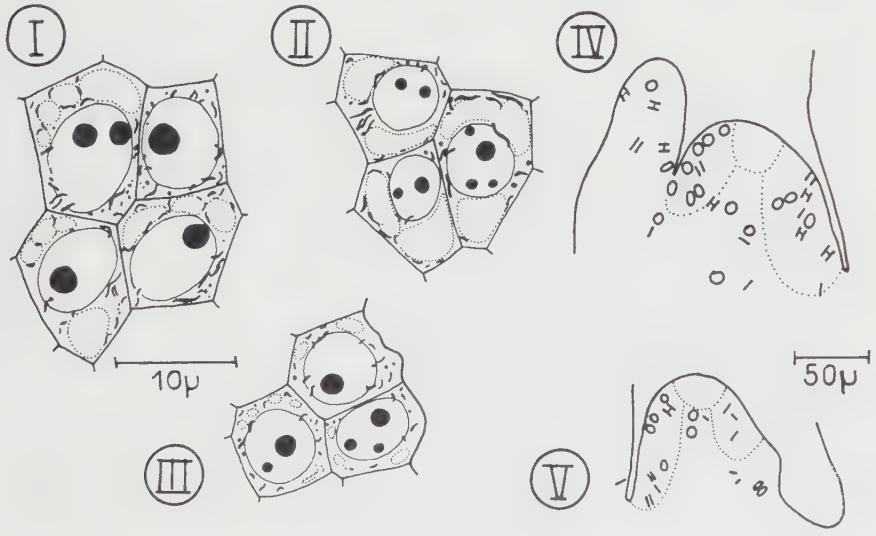
— *L'anneau initial* est la région la plus méristématique de l'apex. Les cellules, régulièrement orientées et aplaties au cours de la régénération active, sont le siège de mitoses répétées. Les noyaux au repos ont les caractères de noyaux en interphase, avec des chromocentres épais et des nucléoles petits et nombreux (Pl. III, A). Les vacuoles sont granuleuses. Le chondriome est formé de mitochondries associées à des éléments courts et fins (fig. 60, III). La portion d'anneau initial située au-dessus de l'axe d'une ébauche est entièrement restaurée et, dans sa hauteur, deux régions peuvent être distinguées : la partie supérieure intensément méristématique et la base plus différenciée.

Ainsi, *les caractères du point végétatif de la phase d'élongation sont ceux du point végétatif de la phase en rosette.*

La coloration des préparations au vert de méthyle-pyronine, dans le test de Brachet, accentue la zonation (Pl. III, B). L'anneau initial, *dans son ensemble,* se teinte en rose foncé, la zone apicale est pâle et le méristème médullaire prend une coloration intermédiaire. *L'abondance des acides ribonucléiques dans les flancs de l'apex ne fait aucun doute.* La colo-

ration simultanée des différentes régions de l'anneau initial dans le méristème d'une plante en élongation est un fait qui n'apparaît pas dans le point végétatif de la phase en rosette. Que la coupe présente le début, le stade moyen ou la fin de la restauration, ou bien le moment de l'initiation, toujours les deux sections de l'anneau sont très colorées. Ceci tend à montrer que, contrairement aux faits observés dans un point végétatif de la phase en rosette, où les étapes se dissocient et s'échelonnent dans le temps, ici, *la totalité de l'anneau initial est en fonctionnement continuel.* Suivant les lieux considérés, il commence sa restauration, la continue, la termine, ou bien encore il initie une feuille. *Ce comportement s'accorde avec l'organogénèse active qui se manifeste alors.*

Cette activité de l'anneau initial est aussi démontrée par les relevés de mitoses. Les figures 60, IV et V, sont des relevés effectués, chacun, sur un seul apex, en superposant leurs coupes médianes. Ces images mettent en évidence, d'une part, *l'abondance des caryocinèses,* d'autre part, leur



O : prophase; – : métaphase; = : anaphase; I : télophase.

Fig. 60. — Point végétatif dans la phase d'élongation. Cytologie et relevés de mitoses.

I, II, III. — Aspect cytologique des territoires du point végétatif. — I, zone apicale axiale ; II, méristème médullaire ; III, anneau initial. (Regaud, hématoxyline, Mac-Manus).

IV et V. — Répartition des mitoses dans deux points végétatifs, mettant en évidence l'activité de l'anneau initial dans les différentes étapes de son fonctionnement.

répartition traduisant *le rôle inactif de la zone apicale* dans la construction de la plante. De plus, on peut remarquer *la simultanéité de leur présence dans la totalité de l'anneau initial.* C'est ainsi que sur la figure 60, IV, à droite ce sont des mitoses d'une restauration s'achevant, et à gauche des mitoses de restauration en cours. Sur la figure 60, V, on observe à droite des mitoses d'initiation (cloisonnement péricline) et à gauche des mitoses de fin de restauration.

Ces faits permettent de conclure que *le point végétatif de la plante en élongation est plus actif que celui de la plante en rosette.*

Les plastochrones sont courts, c'est-à-dire que les feuilles naissent plus vite ; mais leurs entre-nœuds seront rapidement plus longs. Il y a donc dans les tissus directement sous-jacents au point végétatif une croissance en hauteur plus grande ; ce qui justifie la désignation de « phase d'élongation ».

2°) Phénomènes de croissance sub-apicale

Des coupes longitudinales effectuées dans une plante en rosette (fig. 61, I) et dans une plante en phase d'élongation (II) mettent en évidence un comportement différent dans les tissus situés sous le point végétatif.

L'accroissement en largeur de la moelle est beaucoup plus important dans la phase en rosette que dans la phase d'élongation. L'écorce gardant sensiblement la même valeur dans les deux cas, c'est donc au niveau du méristème médullaire et de la moelle que les manifestations de cette croissance doivent être recherchées.

La croissance en hauteur est plus grande dans la phase d'élongation, puisque, les deux échantillons ayant la même taille, la coupe de la plante en rosette montre sept insertions de feuilles alors que la plante en élongation n'en présente que cinq.

Un autre fait important est que *l'accroissement en hauteur ne se produit qu'au-dessous de l'insertion de la cinquième feuille.* En effet, pour chacun des deux dessins, la cinquième feuille (5° F) est située à une même distance du sommet. *Les entre-nœuds des très jeunes feuilles ont donc la même valeur dans les deux phases présentées par le développement végétatif.* Ce fait a déjà été signalé par Bonnand chez le *Nicotiana tabacum* L. (1959 a).

Le tableau ci-joint résume les différentes mesures relevées sur les coupes longitudinales. La consultation de ces nombres permet d'analyser les phénomènes de croissance qui se produisent dans les cellules issues des méristèmes, et donne la possibilité d'établir des comparaisons entre les deux stades du développement végétatif.

Il est nécessaire de dissocier, dans le cas présent, les phénomènes

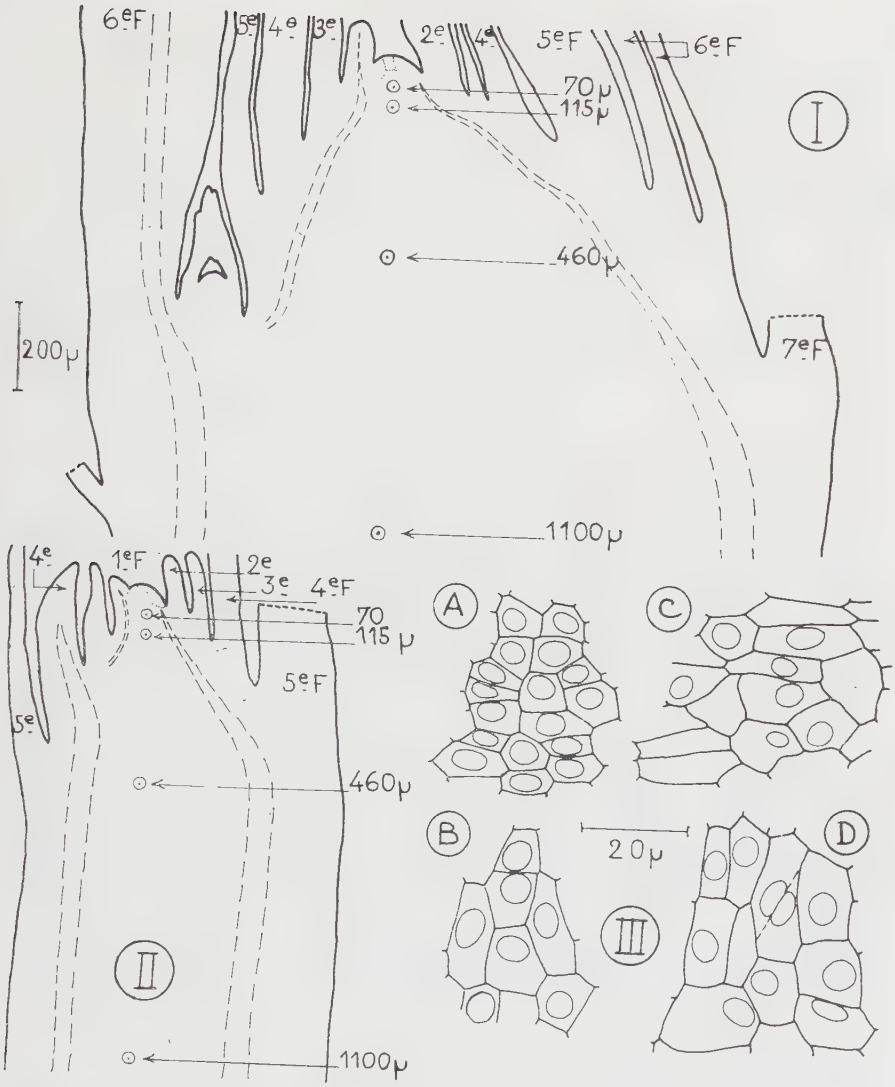


Fig. 61. — Comportement des tissus sous-jacents au méristème apical dans la phase végétative.

I. — Plante en rosette. La moelle s'élargit de façon importante.

II. — Plante en élongation. La tige s'allonge sous le niveau de la cinquième feuille.

(1re F. à 7e F., feuilles numérotées à partir du point végétatif).

III. — Cellules du méristème médullaire et de la moelle.

A et B. — Méristème médullaire observé à 70 µ du sommet ; A, cellules aplaties de la plante en rosette ; B, cellules allongées dans la plante en élongation.

C et D. — Moelle observée à 115 µ du sommet. C, plante en rosette ; D, plante en élongation. Les cellules s'allongent, mais gardent les mêmes proportions.

(Pour les fig. I et II, voir tableau page 260).

d'élargissement et les phénomènes d'élongation communs à la différenciation de tous les tissus.

Distance du sommet	Largeur moelle		Nombre cellules en larg.		Largeur des cellules		Hauteur des cellules	
	PV. rosette	PV. élongation	Ros.	Elong.	Ros.	Elong.	Ros.	Elong.
à 115 μ	160 μ	80 μ	14	8	9-11 μ	9-18 μ	4,5-9 μ	9-18 μ
à 460 μ	700 μ	345 μ	45	13	13-27 μ	16-34 μ	11-23 μ	16-23 μ
à 1100 μ	1200 μ	*id.*	62	*id.*	*id.*	23 μ	23-46 μ	23-46 μ

a) *Phénomènes d'élargissement.*

L'élargissement de la moelle, dans la phase en rosette, est brusque, et semble s'arrêter vers 1.100 μ, mesurés à partir du sommet. Cet élargissement se fait par *multiplication cellulaire,* d'une part (puisqu'aux différents niveaux de la mesure le nombre de cellules augmente), et, d'autre part, par *grandissement cellulaire,* mais seulement jusqu'au niveau 460 μ. L'augmentation jusqu'à la taille définitive (45 à 50 μ) ne sera ensuite que très progressive dans le temps.

L'élargissement de la moelle dans la plante en élongation est, d'une part, beaucoup moins grand que dans la plante en rosette, d'autre part, il semble s'arrêter beaucoup plus tôt (vers le niveau 460 μ). L'élargissement se fait, sur toute la distance étudiée, à la fois *par multiplication et par grandissement cellulaire.* La taille adulte ne sera acquise que beaucoup plus tard ; elle atteint sensiblement la valeur donnée pour la plante en rosette.

La comparaison de l'élargissement médullaire dans les deux cas montre que, dans la plante en rosette, il est deux fois plus important jusqu'à 460 μ, et quatre fois plus vers 1.100 μ.

b) *Phénomènes d'élongation.*

Les méristèmes médullaires, dans les deux stades, présentent une différence essentielle dans la forme de leurs cellules. Dans le cas où les entre-nœuds seront courts (plante en rosette), le méristème est constitué de cellules aplaties (fig. 61, III, A) ; dans le cas où les entre-nœuds seront longs (plante en élongation), il est constitué de cellules plus hautes (fig. 61, III, B). *L'accroissement en hauteur que subira la plante est, pour ainsi dire, déjà évident au niveau du méristème lui-même.*

Le tableau montre qu'à un niveau plus bas, vers 115 μ, les cellules s'agrandissent, mais leur forme garde les mêmes proportions (fig. 61, III,

C et D). Vers 1.100 μ, elles ont à peu près la même hauteur dans les deux cas, mais cette augmentation de taille s'arrêtera plus vite dans la plante en rosette dont les cellules adultes mesurent de 80 à 125 μ que dans la plante en élongation où elles atteignent 140 à 210 μ.

Nous avons signalé que les entre-nœuds des très jeunes feuilles ont la même valeur dans les deux types de point végétatif. Cette hauteur identique est occupée, par exemple au niveau de la 3e feuille, par des cellules ayant une longueur de 4,5 à 9 μ pour une plante en rosette et 9 ou 18 μ pour une plante en élongation ; *ainsi, il y a moins de cellules dans un jeune entre-nœud de plante en élongation.* Sur la tige adulte, un entre-nœud de la base (phase en rosette), de 2 cm de haut par exemple, est constitué de plusieurs files de 200 cellules environ ; un entre-nœud du milieu de la tige (phase d'élongation), de 7 cm de haut par exemple, contient des files de 400 cellules environ. *Ainsi, pour chacune des deux phases, à l'allongement cellulaire, déjà signalé et qui est suivi dans les mêmes proportions* (les cellules sont deux fois plus longues à l'origine et à l'état adulte dans la plante en élongation), *se superposent les phénomènes de multiplication cellulaire.* La multiplication cellulaire en vue de l'allongement est la seconde caractéristique de la plante en élongation : elle est plus active et se maintient plus longtemps que dans la phase en rosette (puisqu'à l'origine un entre-nœud possède moins de cellules et qu'à l'état adulte il en aura deux fois plus).

En résumé, il ressort de cette étude que *la plante dans sa phase en rosette montre un élargissement intense de la moelle alors que la plante dans sa phase d'élongation est caractérisée par un allongement important des entre-nœuds. Au niveau du point végétatif, les cellules du méristème médullaire sont aplaties dans une plante en rosette et allongées dans une plante en élongation. Les phénomènes de multiplication cellulaire, en vue de la croissance en hauteur, sont accrus et se maintiennent plus longtemps dans la phase d'élongation.*

En remarque, il est à noter que, sur les préparations cytologiques, l'amidon, coloré par le procédé de Mac-Manus, est nettement plus abondant dans la moelle et le méristème médullaire de la plante en rosette. L'absence d'amidon dans la moelle d'une plante en élongation serait en rapport direct avec les phénomènes de croissance accrue qui se produisent à son niveau.

Ce travail doit être comparé avec les résultats obtenus par Bonnand (1959 a) dans une étude analogue sur le *Nicotiana tabacum.* Pour cette plante, le développement végétatif présente aussi une phase en rosette et une phase d'allongement. Chez le Tabac, ce sont des phénomènes tout différents qui conduisent à l'allongement. L'auteur remarque, en effet,

qu'un entre-nœud qui s'allongera beaucoup comporte, à *l'origine,* un stock de cellules plus important.

Rouffa et Gunckel (1951 a et b) étudient les apex d'un grand nombre de Rosacées. Ils remarquent, en particulier, que des changements saisonniers apparaissent dans la configuration de la moelle et du méristème qui lui donne naissance (pith rib meristem). Ils ont étudié une Aigremoine, désignée par *Agrimonia parviflora,* et la classent dans la catégorie des plantes du « type pousse-courte » où la division cellulaire du « *pith rib meristem* » et de ses dérivés est de courte durée. Or, cette Aigremoine semble avoir été observée en novembre seulement, au moment de la phase en rosette ; la phase d'élongation n'a donc pas été envisagée par ces auteurs.

C. — **La phase préflorale**

La phase préflorale suit immédiatement la phase d'élongation. Elle marque le « passage à l'inflorescence ».

L'apex, encore dans sa phase végétative, forme alors des feuilles réduites à sept, cinq et même trois folioles. Les bourgeons axillaires s'organisent pour donner des inflorescences latérales.

L'insertion des feuilles n'entoure plus complètement la tige et la disposition phyllotaxique change. Nous avons vu que le tracé de deux hélices foliaires, en général, ne peut plus être continué ; il y aurait trois hélices à ce moment avec, au niveau du méristème, trois centres générateurs dans un anneau initial dilaté.

Les coupes longitudinales (Pl. III, C et D) montrent que le méristème est entièrement dégagé des feuilles qui l'entourent. Les émergences latérales sont des portions de feuilles venant d'être formées ; leur taille est relativement réduite par rapport à la poussée que subit le méristème lui-même. En effet, le rythme de formation des feuilles, qui avait sensiblement augmenté lors de la période d'élongation, devient encore plus grand à ce moment.

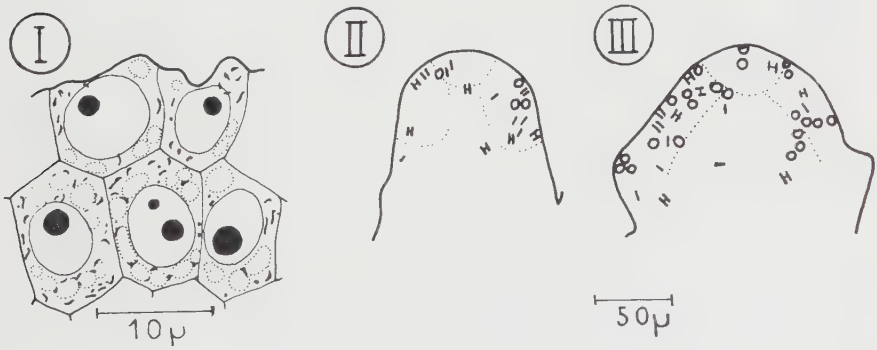
Non seulement *l'apex grandit, mais il grossit.* Son diamètre, qui était de 102 μ dans la phase d'élongation (Pl. III, A) atteint maintenant 130 μ (Pl. III, D). Ainsi au moment du passage à l'inflorescence, l'apex augmente de taille et prend cette forme gonflée si souvent décrite par les auteurs. *Ce phénomène est en rapport direct avec l'apparition de mitoses dans la zone apicale axiale : le méristème d'attente entre en activité.*

Ces mitoses n'ont, à notre sens, *aucun rapport direct avec l'organogénèse.* Elles n'ont comme conséquence que l'accroissement de taille du méristème. En effet, sur les flancs de l'apex, on retrouve les différents aspects qui sont liés à la formation des feuilles, et on peut penser que l'anneau initial maintient le rôle qu'il a tenu durant la phase végétative.

C'est ainsi qu'au-dessus d'un primordium, apparaissent les cellules aplaties, régulièrement rangées, provenant des cloisonnements anticlines caractéristiques de la restauration de l'anneau initial (Pl. III, D, à gauche). Cet alignement est ensuite détruit par les cloisonnements périclines de l'initiation foliaire (Pl. III, C). L'anneau initial, lorsqu'il est entièrement reconstitué, est plus méristématique dans sa partie supérieure, région qui sera engagée dans la construction de la lame extra-caulinaire de la feuille, que dans sa partie inférieure qui en fournira le soubassement. Des séquences identiques se répètent à chaque initiation.

L'anneau initial a sensiblement la même épaisseur qu'au stade précédent, c'est *le méristème médullaire qui s'élargit*. Ce dernier accentue les caractères qu'il avait acquis à la phase d'élongation. Les cellules issues de sa division semblent plus vacuolisées, phénomène en rapport avec un allongement précoce, mais l'activité est accrue et se maintient plus longtemps dans les dérivés. Des recloisonnements successifs se produisent localement, amenant la formation de files de trois ou quatre cellules groupées en un fuseau. Ces formes se retrouvent çà et là dans la moelle.

La zonation de l'apex est nette au début de la phase préflorale, malgré les mitoses apicales qui commencent à apparaître (Pl. III, C). Les trois territoires : zone apicale axiale, méristème médullaire et anneau initial, peuvent être facilement distingués par leurs différences de teinte. A un stade plus avancé (Pl. III, D), où les transformations sont plus grandes, elle peut encore être retrouvée, mais, souvent, les préparations



O : prophase; - : métaphase; = : anaphase; I : télophase.

Fig. 62. — Phase préflorale. Cytologie et relevés de mitoses.

I. — Aspect cytologique de la zone apicale axiale. Les cellules ont subi une dédifférenciation.

II et III. — Relevés de mitoses dans deux apex, montrant l'apparition des mitoses dans la zone apicale et leur grande abondance dans les flancs.

montrent un capuchon méristématique, presque uniforme, recouvrant le sommet. En effet, l'entrée en mitoses des cellules de la zone apicale axiale provoque leur dédifférenciation : les vacuoles se pulvérisent et le chondriome devient ténu (fig. 62, I). *La zone apicale axiale acquiert un état méristématique qui la fait se confondre avec les territoires voisins.*

Les relevés de mitoses traduisent une activité dans la totalité de l'apex. Etant donné leur abondance, la superposition des relevés effectués sur plusieurs échantillons donne une figure qui ne peut être analysée convenablement. Dans un seul point végétatif (fig. 62, II et III), le relevé ne permet pas de tracer une zonation aussi nette qu'aux stades précédents ; cependant, il est à remarquer que les caryocinèses sont plus abondantes dans les flancs que dans la zone apicale axiale. Dans chaque apex, les mitoses apicales sont présentes à raison de deux ou trois. Elles ne peuvent être négligées, mais elles ne signifient pas obligatoirement un changement dans le fonctionnement. L'anneau initial, retrouvé identique dans son comportement à celui de la phase végétative proprement dite, poursuit son rôle et l'activité apicale peut expliquer seulement l'augmentation du volume du point végétatif. Celle-ci, créant un méristème plus vaste, donne ainsi la possibilité d'une organogénèse plus fournie, et la preuve en est la présence de trois centres générateurs.

Il n'y a pas de rupture entre l'état végétatif et l'état inflorescentiel. Les auteurs (cités dans la discussion sur le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial) qui attribuent au méristème d'attente le rôle essentiel dans la construction de l'inflorescence situent, à ce moment, le début de son établissement. Le nouveau méristème, issu de l'activation du méristème d'attente, entre progressivement en fonctionnement au fur et à mesure que l'anneau initial s'épuise. De plus, pour ces auteurs, le méristème médullaire se parenchymatise et ce sont les cellules de la base du corpus, c'est-à-dire de la base de la zone apicale axiale, qui deviennent actives pour fournir la moelle de l'inflorescence (ou de la fleur). Nous n'avons rien observé de semblable chez l'Aigremoine : le méristème médullaire semble continuer sa course pendant toute la phase végétative, la phase préflorale et l'inflorescence. Ses cellules et celles qui en sont directement issues prennent des aspects différents suivant les stades, mais à aucun moment nous n'avons pu noter la différenciation définitive du méristème médullaire et son remplacement par un autre type de méristème.

Nous avons décrit, pour la phase végétative et pour la phase inflorescentielle, un anneau initial et un méristème médullaire, territoires directement actifs dans l'organogénèse et l'histogénèse de la plante. Il en est de même au stade préfloral. *L'activation de la zone apicale axiale, c'est-à-dire du méristème d'attente, est caractéristique du passage à l'inflorescence ; elle crée un méristème plus vaste, siège d'une organogénèse plus*

intense, mais les feuilles continuent d'être fournies par l'anneau initial, et la moelle par le méristème médullaire.

D. — L'établissement de la phase inflorescentielle

Le début de l'inflorescence se reconnaît lorsque les bourgeons axillaires formés sont des bourgeons floraux. Ils apparaissent assez près du sommet, dans l'axe d'un organe foliaire court qui est alors une bractée. Lorsque les premières bractées s'élaborent, la zone apicale axiale présente encore des mitoses, en même temps que, latéralement, la mise en place de méristèmes axillaires floraux avec une « zone en coquille » s'ajoute aux phénomènes de régénération de l'anneau initial.

On atteint ensuite rapidement le fonctionnement caractéristique, avec cinq foyers d'initiation bractéale, décrit comme « le stade moyen de l'inflorescence ». Durant cette période, les mitoses de la zone apicale axiale sont rares et la taille de l'apex reste stable. Dès que ce stade est dépassé, en même temps que *la phyllotaxie montre une diminution du nombre des centres générateurs,* on assiste à *une diminution du volume du méristème* et à une modification de sa forme générale. Des proportions exactes dans les augmentations et les diminutions de volume ne peuvent être établies, parce qu'il est impossible de suivre l'évolution sur un même pied. L'observation de plusieurs échantillons prélevés à des moments différents dans la construction de l'inflorescence ne peut non plus donner d'indication, car, nous l'avons déjà signalé, il y a des variations de taille d'un échantillon à l'autre, ainsi que d'un stade à l'autre et, de plus, chaque stade n'a pas une durée stable. Des conditions de culture rigoureuses n'ont pu être réalisées dans les locaux dont nous disposions. Les plantes sont prises dans leur milieu naturel et, si cette méthode a l'avantage de saisir les conditions exactes de la vie, elle ne permet pas de faire une sélection méthodique pour une étude numérique. Ce n'est donc que l'observation de nombreux échantillons qui permet d'affirmer les modifications des dimensions du méristème apical dans la construction de la pousse annuelle.

Le stade moyen de l'inflorescence ayant été décrit, c'est en comparaison avec celui-ci que doit être abordée l'étude du méristème d'une inflorescence en voie d'achèvement, avant la formation de la fleur terminale.

E. — L'achèvement de la phase inflorescentielle

Lorsqu'une coupe longitudinale présente de huit à douze fleurs sur une génératrice, il est à peu près certain que la phase inflorescentielle va vers son achèvement. Ce n'est pas seulement le nombre de fleurs formées qui

sert de guide dans la détermination de l'âge, mais aussi et essentiellement la forme générale du méristème.

Une inflorescence, après avoir dépassé le « stade moyen », présente encore la même forme et la même structure (fig. 63, I).

Une inflorescence plus âgée (fig. 63, II) montre que *les primordiums de bractées se dessinent plus près du sommet* et que *le méristème médullaire devient plus étroit*. Le cône apical est moins saillant. La diminution de largeur du méristème médullaire peut facilement s'expliquer par la parenchymatisation définitive de certaines de ses cellules qui sont alors directement entraînées dans la constitution de la moelle. Il suffit que quelques cloisonnements verticaux ne se produisent pas dans les premières

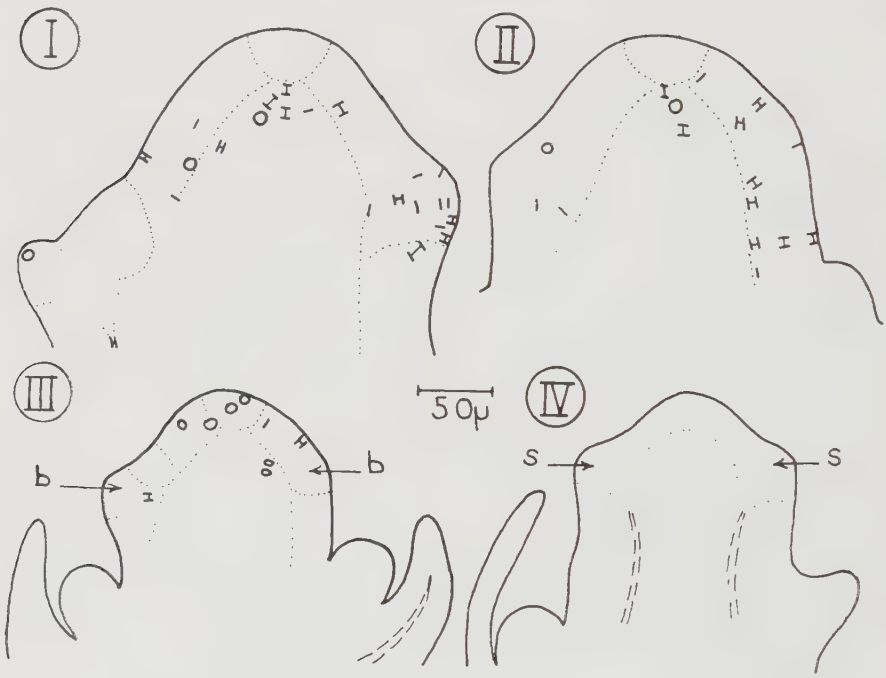


Fig. 63. — Achèvement de l'inflorescence.

I. — Apex d'une inflorescence ayant dépassé le stade moyen.

II. — Apex d'une inflorescence plus âgée. Les primordiums sont situés plus près du sommet. Aucune mitose apicale n'apparaît encore.

III. — Apex d'une inflorescence formant ses dernières bractées (b.). Des mitoses apicales sont présentes.

IV. — Le méristème inflorescentiel devient un méristème floral. Les derniers primordiums sont ceux des sépales (S).

(Pour les relevés de mitoses, les signes sont les mêmes que ceux de la figure précédente).

cellules dérivées du méristème pour amener un rétrécissement rapide du diamètre. A un méristème médullaire devenu étroit correspond un anneau initial dont le périmètre est devenu plus petit, et ce stade est celui qui a montré, en phyllotaxie, la disparition du fonctionnement de certains centres générateurs. Les coupes transversales indiquent, à ce moment, la présence de trois foyers d'initiation.

Les primordiums de bractées sont situés près du sommet. Ce fait peut correspondre à un épuisement de l'anneau initial. En effet, après avoir formé une bractée, la régénération du secteur considéré se fait lentement, créant une hauteur de cellules moins importante, alors que la croissance de la bractée se poursuit normalement.

Donc, c'est par une *activité affaiblie* dans le méristème médullaire et dans l'anneau initial que le cône apical réduit ses dimensions. La photographie de la planche VII, A montre assez bien la zonation du méristème à ce stade : le méristème médullaire est étroit et ses dérivés s'allongent rapidement ; la zone apicale axiale est claire et dépourvue de mitoses ; l'anneau initial est actif, mais sa hauteur reste faible à l'aisselle des primordiums de bractées en croissance.

Les dernières bractées possèdent des bourgeons axillaires normalement constitués, mais ils doivent avorter plus ou moins tôt, lorsque la fleur terminale s'ébauche.

Des inflorescences ayant la même forme et la même structure (fig. 63, III) sont considérées comme étant plus âgées parce qu'elles présentent des mitoses dans la zone apicale axiale. L'apparition de cette activité précède juste la formation de la fleur terminale. Il est possible que ces caryocinèses, outre le rôle qu'elles ont dans la constitution de cette fleur, aident dans quelque mesure l'anneau initial, en épuisement, dans la formation des dernières bractées.

Le moment de la naissance des sépales de la fleur terminale est difficile à saisir. Une inflorescence de 3 mm, cachée au milieu des feuilles, possède une fleur terminale. Et si l'observation de l'échantillon ne permet pas de savoir si l'inflorescence est en cours ou achevée, les coupes histologiques ne permettent pas toujours d'affirmer que les derniers primordiums présents sont ceux des sépales ou encore ceux des bractées. Dans l'étude phyllotaxique, nous avons été amenée à considérer les sépales comme les dernières productions de l'anneau initial. Ce sont des organes de type foliaire qui s'inscrivent parfaitement à la suite des bractées, aussi bien dans leur phyllotaxie que dans leur ontogénie. Les primordiums de sépales (fig. 63, IV) sont éloignés des bractées sous-jacentes comme s'ils étaient eux-mêmes des primordiums de bractées. Il n'y a pas d'augmentation de volume à la naissance de la fleur terminale comme c'est le cas, en général. Ce n'est que la position de ces primordiums encore plus près du sommet et leur groupement dans un plan sensiblement perpendiculaire à

l'axe général (déterminé par l'observation des coupes axiales et tangentielles) qui permettent de penser qu'ils deviendront des sépales.

Les mitoses apicales qui se maintiennent lors de l'initiation des sépales ont pour but, d'une part d'accumuler le matériel cellulaire nécessaire à la formation de toutes les pièces florales et, d'autre part, de créer le socle de la fleur.

Le travail de Stein (D. B.) et Stein (O. L.) (1960) mérite d'être rapporté ici. Ces auteurs de langue anglaise observent le méristème apical du *Kalanchoë* depuis la phase végétative jusqu'à la formation de la fleur terminale. Ils citent Plantefol et adoptent son opinion quant à la nature des sépales : la disposition des feuilles est opposée-décussée et la naissance des quatre sépales de la fleur terminale montre qu'au début deux sont plus grands, cette différence de taille s'estompant par la suite. Ainsi ces auteurs, sans évoquer un anneau initial, pensent que le mode de développement indique que les sépales sont les dernières productions foliaires. D'autre part, au cours de l'ontogénèse, l'architecture générale de l'apex reste essentiellement la même (leur description reconnaît deux assises tunicales recouvrant un corpus) jusqu'au méristème floral. Et ceci, malgré le changement de la forme, puisque l'apex est plat, entre deux primordiums foliaires au début du plastochrone, dans la phase végétative et que, dix jours après l'induction florale, il devient un dôme créé par des divisions cellulaires, en même temps que le taux d'élongation des entre-nœuds augmente, plaçant le sommet floral au-dessus d'une tige allongée. (Le développement des axillaires donne un dichasium.) Ainsi il est intéressant de remarquer que l'observation de ces auteurs, tout en utilisant une description différente pour la structure de l'apex, se rapproche beaucoup de l'évolution qui a été suivie chez l'Aigremoine.

Conclusions générales relatives à la construction de la pousse aérienne

Dans la construction de la pousse aérienne d'un pied d'Aigremoine, le méristème apical a été décrit dans son évolution depuis le moment où il est le point végétatif d'un bourgeon souterrain jusqu'à ce qu'il se résolve en une fleur terminant l'inflorescence en grappe.

Le méristème apical comprend trois territoires : l'anneau initial, le méristème médullaire et la zone apicale axiale ou « méristème d'attente ». Il a élaboré, au cours de son activité, des écailles, des organes intermédiaires entre les écailles et les feuilles, des feuilles, des feuilles préflorales, des bractées et, enfin, les sépales d'une fleur terminale. Quel que soit le type d'organe, ce sont toujours des îlots cellulaires de l'anneau initial qui lui donnent naissance ; et ce méristème organogène se reconstitue lui-même par des divisions anticlines au-dessus du primordium qu'il vient de former.

Le nombre des îlots cellulaires, c'est-à-dire le nombre des « centres générateurs » augmente : deux, puis trois, puis cinq, et ensuite il diminue. A un nombre de centres générateurs plus grand correspond un méristème élargi. A un rythme accéléré dans l'organogénèse correspond une hauteur du cône apical plus importante, et celle-ci est déterminée par une régénération plus intense de l'anneau initial.

Le méristème médullaire forme les tissus médullaires au cours de ces transformations. Il est entraîné dans le fonctionnement de l'ensemble, et son mode d'activité est en rapport d'une part avec les phénomènes d'allongement, et d'autre part avec les variations de volume.

La zone apicale axiale, ou méristème d'attente, garde un rôle passif durant toute la phase végétative, puis elle entre en activité lors du passage à l'inflorescence pour créer un méristème plus étendu que requièrent des centres générateurs plus nombreux. Elle reprend son rôle passif pendant le « stade moyen de l'inflorescence » et, de nouveau, se charge de mitoses, lorsque l'inflorescence s'achève, pour créer le socle de la fleur terminale. Elle participera directement à l'élaboration des pièces reproductrices.

La forme gonflée du méristème apical n'apparaît que lors de la transformation du point végétatif en méristème inflorescentiel. Elle ne se manifeste pas lorsque le méristème inflorescentiel devient un méristème floral par la réalisation d'une fleur terminale.

CHAPITRE II

ONTOGENIE DE LA FLEUR

La fleur de l'Aigremoine a déjà été brièvement décrite à propos de l'étude phyllotaxique et les principales phases de son élaboration ont fait l'objet d'une publication (Phelouzat, 1958).

L'ontogénie de la fleur latérale sera étudiée en premier, car son orientation, pour la confection des coupes, peut être précisément déterminée en considérant la position dorsale du premier sépale, situé dans le plan de symétrie de la bractée axillante.

I. — ONTOGENIE D'UNE FLEUR LATERALE

Dans l'ontogénie de la fleur de l'Aigremoine, *deux phases* peuvent être distinguées :

— une première phase pendant laquelle s'élaborent toutes les pièces florales,

— une deuxième phase pendant laquelle se crée la périgynie.

A. — Elaboration des pièces florales

Dans l'étude de l'inflorescence, la constitution des bourgeons floraux a été décrite jusqu'au début de la formation des sépales. Le méristème floral, nouvellement créé à l'aisselle d'une bractée, traverse une phase de gonflement, alors que s'ébauchent les deux bractéoles et qu'ensuite s'initient les sépales. Un anneau initial leur donne naissance.

Des coupes longitudinales, orientées dans le plan de symétrie de la bractée, permettent de suivre l'élaboration de la fleur (fig. 64).

Lorsque le sépale dorsal s'initie (fig. I), le bourgeon axillaire, dilaté, est intensément méristématique sur presque toute la hauteur de ses flancs. L'initiation des sépales utilise une partie importante du méristème.

Ensuite, des cloisonnements superficiels font saillir les sépales qui s'accroissent d'abord horizontalement (fig. II). *Tout en initiant les sépales, le méristème floral s'élargit et s'aplatit.*

Il est intéressant de remarquer que, lorsque le calice est formé, la répartition des acides ribonucléiques est plus faible dans la zone apicale axiale (Pl. VII, B). Si les cellules qui la constituent ont été le siège de mitoses, ce n'est que dans une faible mesure relativement à l'activité organogène des cellules de flanc.

Après avoir effectué une croissance horizontale, les sépales, ensuite, se

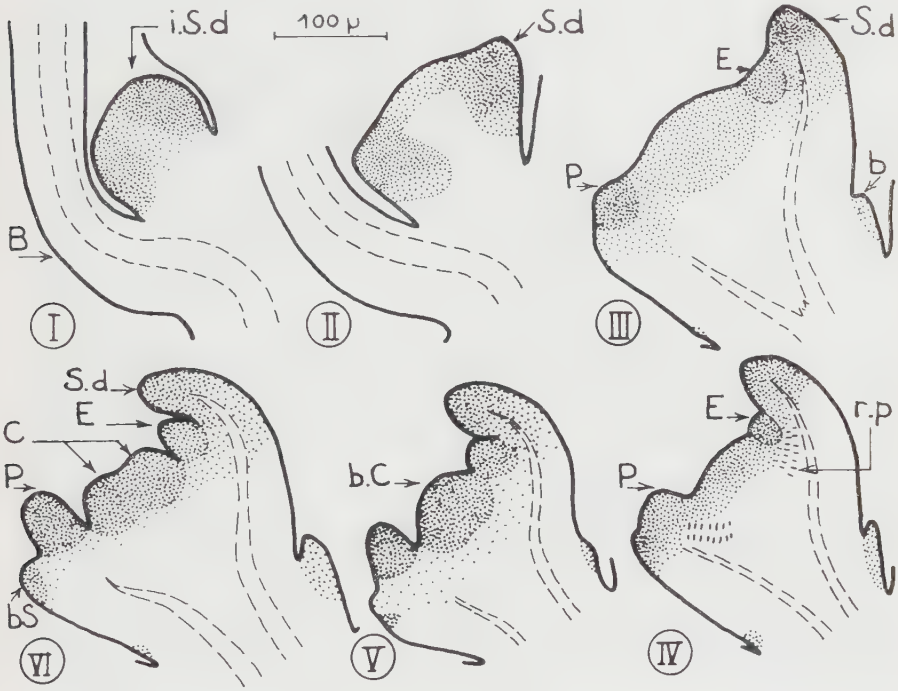


Fig. 64. — Elaboration des différentes pièces d'une fleur latérale.

I. — Initiation du sépale dorsal (i. S. d.). Les flancs du bourgeon sont méristématiques sur toute la hauteur.

II. — Le sépale dorsal (S. d.) est un primordium. Le méristème s'est élargi.

III. — Naissance des pétales (P.) et des étamines (E.). Le sépale dorsal est alors une très jeune ébauche pourvue d'un cordon de procambium.

IV. — Les pétales et les étamines sont des primordiums. Sous la région superficielle méristématique, apparition de cloisonnements ordonnés, formant des rangs périclines (r. p.).

V. — La partie axiale résiduelle est le siège de mitoses. Elle forme un bombement carpellaire (b. C.).

VI. — A partir du bombement carpellaire, s'individualisent deux primordiums de carpelles (C.). Toutes les pièces florales, alors ébauchées, sont situées sensiblement au même niveau.

(B, bractée ; b., bractéole ; b. S., bord d'un sépale).

dressent (fig. 64, III). Ils possèdent chacun un cordon de procambium axial dont le développement est acropète.

Puis les primordiums de pétales apparaissent (fig. III), au-dessus d'une région considérée comme appartenant à l'anneau initial. De plus, ils possèdent un cordon de procambium bien différencié ; ces deux caractères permettent de supposer qu'ils ont la même origine que les sépales. Plantefol, dans « l'Ontogénie de la fleur » (1948), précise que les pétales, bien que n'appartenant pas aux hélices foliaires, prennent naissance à partir d'un « reste » d'anneau initial situé aux commissures des sépales.

Les primordiums de pétales sont suivis, presque immédiatement, par les primordiums du premier cycle d'étamines (fig. III et IV). Il arrive que, sur une même coupe transversale, on trouve les jeunes primordiums des cinq pétales et ceux des cinq premières étamines dans un même état de développement. Pour leur élaboration, ils utilisent des îlots cellulaires superficiels qui se recloisonnent activement. Mais les étamines, situées plus à l'intérieur du méristème floral, naissent à partir du « méristème d'attente ». Pour ces pièces, les cordons conducteurs se différencient tardivement, marquant par là une différence d'origine.

La partie sommitale du méristème, légèrement saillante, reste à ce stade inutilisée (fig. IV). Elle est ensuite le siège de mitoses qui la font se bomber en dôme (fig. V). Puis les mitoses cessent dans la région axiale, alors qu'elles se poursuivent de chaque côté : ainsi se dessinent les primordiums des deux carpelles (fig. VI). Toutes les pièces florales sont alors ébauchées, et situées sensiblement sur un même plan. *Le disposition des pièces pourrait annoncer une fleur à ovaire supère.* Seuls quelques « rangs périclines » (*Periklinalreihen,* de Rauh et Reznik 1951), constitués de cellules où des cloisonnements anticlines se sont répétés, commencent à très légèrement creuser le socle de la fleur. Ces rangs périclines sont visibles sur la figure IV.

En *résumé,* les phénomènes d'organogénèse sont tout autres que dans la pousse végétative ou l'inflorescence : *après les sépales, aucun indice de régénération de l'anneau initial ne peut être relevé.* Les sépales et les pétales prennent leur origine dans l'anneau initial, les étamines et les carpelles dans les tissus du méristème d'attente.

B. — La périgynie

La nature du réceptacle, chez les fleurs à ovaire infère, a préoccupé de nombreux chercheurs. Douglas, dans un travail publié en 1944 et complété en 1957, donne des références bibliographiques très complètes à ce sujet. Les diverses théories émises sont classées en plusieurs catégories :

— 1) La fleur à ovaire infère est de nature « appendiculaire ». Elle est le résultat de la concrescence de tous les verticilles floraux (de CANDOLLE, EAMES...).

— 2) La fleur à ovaire infère est de nature « axiale ». C'est un « axe modifié pour la reproduction ». Même l'ovaire est de nature axiale, seuls les styles et les stigmates, ainsi que les parties libres des autres pièces, sont de nature appendiculaire (SCHLEIDEN, PAYER, SACHS...).

— 3) Elle consiste en un réceptacle concave de nature « axiale ». Les parties libres des pièces florales ainsi que les carpelles, en entier, sont de nature « appendiculaire ». Au cours du développement, le sommet du pédoncule s'invagine et fusionne avec les carpelles (GOEBEL...).

— 4) Elle est une coupe entièrement de nature « axiale » et seule la partie placentaire des carpelles ne l'est pas. (SACHS, et BUGNON dans certains cas ; cet auteur explique le « déplacement des pièces florales » par une inégalité de croissance des régions apicales et périphériques de l'axe floral).

— 5) L'ovaire infère est une structure « *sui generis* » (GRÉGOIRE, COULTER). Il peut être considéré comme une nouvelle structure qui a acquis une identité et un caractère propre, et il est futile de rechercher des parties appendiculaires et des parties axiales. Avec ces auteurs s'expriment les observations ontogéniques. C'est ainsi que COULTER, en 1883, écrivait déjà, à propos du Pissenlit, que le tout début du développement est le même pour une fleur à ovaire supère et une fleur à ovaire infère, et que l'ovaire est créé par un arrêt du développement de l'axe floral, alors qu'à la périphérie la croissance continue, puis se structure pour donner les pièces florales extérieures.

— 6) Enfin la fleur à ovaire infère est un « axe sporogène » où la croissance « torale » domine la croissance « apicale ». MC LEAN THOMPSON, par exemple, pense que la dominance de l'une ou de l'autre des croissances « torale » ou « apicale » conduit à un ovaire infère ou à un ovaire supère.

Ainsi se résument les opinions rassemblées par DOUGLAS. Les travaux cités signalent assez rarement que l'ovaire infère peut naître de façon différente chez les espèces qui le possèdent.

Les recherches plus récentes établissent un lien entre l'ontogénie et l'explication possible de la nature d'une fleur à ovaire infère.

RAUH et REZNIK (1951) s'intéressent, dans un travail sur les inflorescences et les fleurs, aux Rosacées. Les figures qu'ils donnent pour les différents stades de la construction florale dans une fleur à ovaire infère, que celui-ci soit libre ou adhérent, montrent nettement que les

premières phases sont identiques à celles que présente une fleur à ovaire supère. Ce n'est que postérieurement à la mise en place des différentes pièces que le caractère « ovaire infère » se manifeste.

Bersillon (1955 b) chez une Papavéracée, l'*Eschscholtzia californica*, observe le même phénomène. La coupe florale s'établit par une croissance torale après l'initiation de toutes les pièces, après même la différenciation des faisceaux carpellaires qui, entraînés par cette croissance, sont déviés vers la coupe en une courbe oblique ascendante, au lieu de suivre un trajet directement descendant.

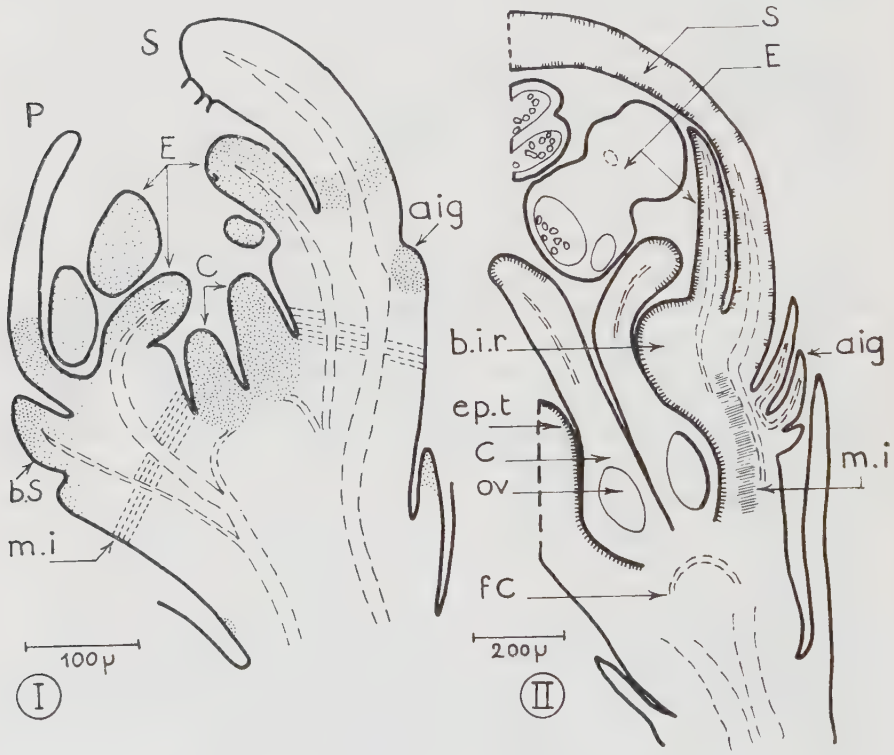


Fig. 65. — La périgynie et la couronne d'aiguillons dans une fleur latérale.

I. — Le réceptacle se creuse grâce à l'activité d'un méristème intercalaire (m. i.) qui s'installe sous la zone d'insertion des sépales (S.), pétales (P.) et étamines (E.). Un bourrelet annulaire extérieur, méristématique, est le premier indice de la naissance des aiguillons (aig.). La parenchymatisation des sépales et des pétales se fait en premier dans leur partie sommitale. (b. S., bord d'un sépale ; C., carpelle).

II. — La fleur est morphologiquement et histologiquement terminée. Elle n'a plus qu'à s'agrandir. (b. i. r., bourrelet interne réceptaculaire ; ep. t., épiderme tanifère ; f. C., faisceaux carpellaires ; ov., ovule).

Chez l'Aigremoine, la périgynie commence à apparaître dès que les primordiums de carpelles sont formés.

Les « rangs périclines » qui avaient été observés (fig. 64, IV) avant que les carpelles s'individualisent, accentuent leur activité, établissant dans toute la région sous-jacente aux étamines, pétales et sépales une sorte de *méristème intercalaire* qui surélève l'insertion de ces pièces bien au-dessus du point d'attache des carpelles. La partie axiale du socle de la fleur suit un grandissement normal.

La surélévation se fait progressivement, par cloisonnements cellulaires, en même temps que la différenciation histologique des carpelles s'établit (fig. 64, VI et fig. 65, I et II).

La paroi du réceptacle, au stade de la figure 65, II, est hétérogène. Elle apparaît formée, vers l'intérieur, d'une juxtaposition de files cellulaires aux éléments courts et plats résultant d'une grande activité mitotique ; vers l'extérieur, au-delà des cordons de procambium que le méristème évite, les cellules ont subi un accroissement en hauteur ; certaines sont bourrées de tanins, donc différenciées ; le cloisonnement semble ici moins intense (Pl. VIII, D). L'inégalité du cloisonnement dans les régions internes et externes de la paroi du réceptacle peut expliquer que le léger basculement visible sur les figures 64, V et VI, qui entraînait les pièces vers l'intérieur, se soit inversé au stade de la figure 65, II (le sépale ayant une insertion située plus bas que celle de l'étamine).

Lorsque la partie supérieure et interne du conceptacle a dépassé la région ovarienne des carpelles, il se forme un bourrelet qui enserre les styles pour ne laisser qu'un petit orifice par lequel sortent les stigmates. Aucune explication ne peut être donnée à ce phénomène. Le bourrelet annulaire est constitué de cellules dilatées ; il est bordé d'un épiderme régulier.

Le résultat des observations permet d'établir que, chez l'Aigremoine, *le conceptacle est un caractère acquis secondairement.*

C. — La couronne d'aiguillons

La couronne d'aiguillons qui surmonte le fruit à l'extérieur du calice apparaît, elle aussi secondairement, au cours du développement de la fleur. Chez beaucoup de fleurs à *calicule*, l'élaboration de celui-ci se fait après la naissance des sépales (Payer, 1857) ; il en est de même pour la « *collerette* » de certaines espèces (Bersillon, 1955 a et b, chez *Eschscholtzia*).

La couronne d'aiguillons de l'Aigremoine a la même origine qu'un

calicule, mais elle est constituée d'éléments de nature totalement différente. Le début de son apparition se situe lorsque le réceptacle commence à s'invaginer (fig. 65, I). Elle se présente sous la forme d'un bourrelet méristématique entourant la partie sommitale du réceptacle. Ensuite, ce bourrelet se hérisse de pointes qui grandissent et acquièrent, tout au moins pour les supérieures, plus longues, un cordon de procambium. Leur durcissement et le recroquevillement de l'extrémité s'effectuent plus tard, lors de la transformation de la fleur en fruit.

Remarque.

Une remarque importante doit être faite à propos de la parenchymatisation des sépales et des pétales. Alors que pour une feuille et une bractée, la région méristématique est apicale (les cellules plus basses se parenchymatisant au fur et à mesure de leur formation), pour les sépales et les pétales, c'est le sommet qui se parenchymatise en premier et se charge de tanins, tandis que la région située au-dessus de l'insertion reste méristématique et permet leur croissance (fig. 65, I).

II. — ONTOGENIE DE LA FLEUR TERMINALE

La transformation du méristème apical inflorescentiel en méristème floral a été décrite. Aucune modification importante n'apparaît à ce moment.

L'élaboration des différentes pièces de la fleur terminale et l'établissement de la périgynie se font d'une manière identique à celle de la fleur latérale.

Les photographies de la planche VIII, A, B et C, montrent trois étapes principales :

— Sur la figure A, à l'aisselle d'un sépale, l'initiation d'une étamine se dessine, et en face, au-delà du bombement axial, la très légère protubérance est celle d'un pétale.

— Sur la figure B, sépales, pétales et étamines sont des émergences nettement identifiables et, au centre, les carpelles commencent à se constituer. Le réceptacle floral se creuse légèrement.

— Enfin, la figure C met en évidence l'établissement de la périgynie, créée par le méristème intercalaire.

Deux faits sont à relever : d'une part, *l'avance* de la fleur terminale sur les fleurs latérales et, d'autre part, *l'inhibition* des derniers bourgeons axillaires.

L'avance de la fleur terminale (par exemple sur la figure B, une fleur latérale initie son calice alors que la fleur terminale forme ses carpelles) peut s'expliquer par le fait qu'elle utilise un méristème déjà établi : le méristème inflorescentiel, tandis que la fleur latérale se construit à partir d'un méristème nouvellement créé qui doit s'enrichir en matériel cellulaire, afin de permettre son élaboration.

Avec la constitution de la fleur terminale, se produit une *inhibition* des bourgeons axillaires directement sous-jacents. L'îlot cellulaire, situé à l'aisselle des dernières bractées qui, si l'inflorescence poursuivait son fonctionnement, aurait donné un bourgeon axillaire floral se parenchymatise (fig. B, b. av.) ou bien, après avoir subi un très léger développement (fig. C, b. av.), arrête son activité mitotique et meurt. *Ainsi, les bourgeons axillaires des dernières bractées avortent soit au début de leur initiation, soit dans les premiers stades de leur développement.*

III. — VASCULARISATION DE LA FLEUR

Le réceptacle de l'Aigremoine est parcouru par de nombreux faisceaux conducteurs desservant les pièces florales. Les trajets sont complexes ; ils sont interrompus par la vascularisation des aiguillons et présentent, selon les niveaux, des bifurcations ou des groupements. Aussi, pour mieux en comprendre la répartition, est-il nécessaire d'observer des coupes successives et c'est le sens « descendant » qui sera adopté dans les descriptions.

Le sens « descendant » a l'avantage de faire commencer l'étude au niveau où les pièces florales sont libres. Il est bien entendu que le procambium, qui est à l'origine de ces faisceaux, a un sens de différenciation inverse, qui est « ascendant ».

L'examen des coupes longitudinales et transversales de la figure 66 permet de retrouver le parcours des tissus conducteurs :

— 1) Les sépales ont une insertion trifasciculée (fig. B, I). Mais, rapidement, les trois faisceaux se rejoignent pour n'en former qu'un seul (fig. C). Ainsi, au sommet du réceptable, on passe de « 5 × 3 faisceaux » à 5 faisceaux rassemblant la vascularisation des sépales (fig. B, III).

— 2) Les pétales ont une insertion unifasciculée (fig. B, I) et, pour chaque pétale, le faisceau unique s'intercale entre les faisceaux de deux sépales voisins (fig. B, III). Sous l'insertion du calice et de la corolle, il y a donc 10 faisceaux qui appartiennent alternativement aux sépales et aux pétales.

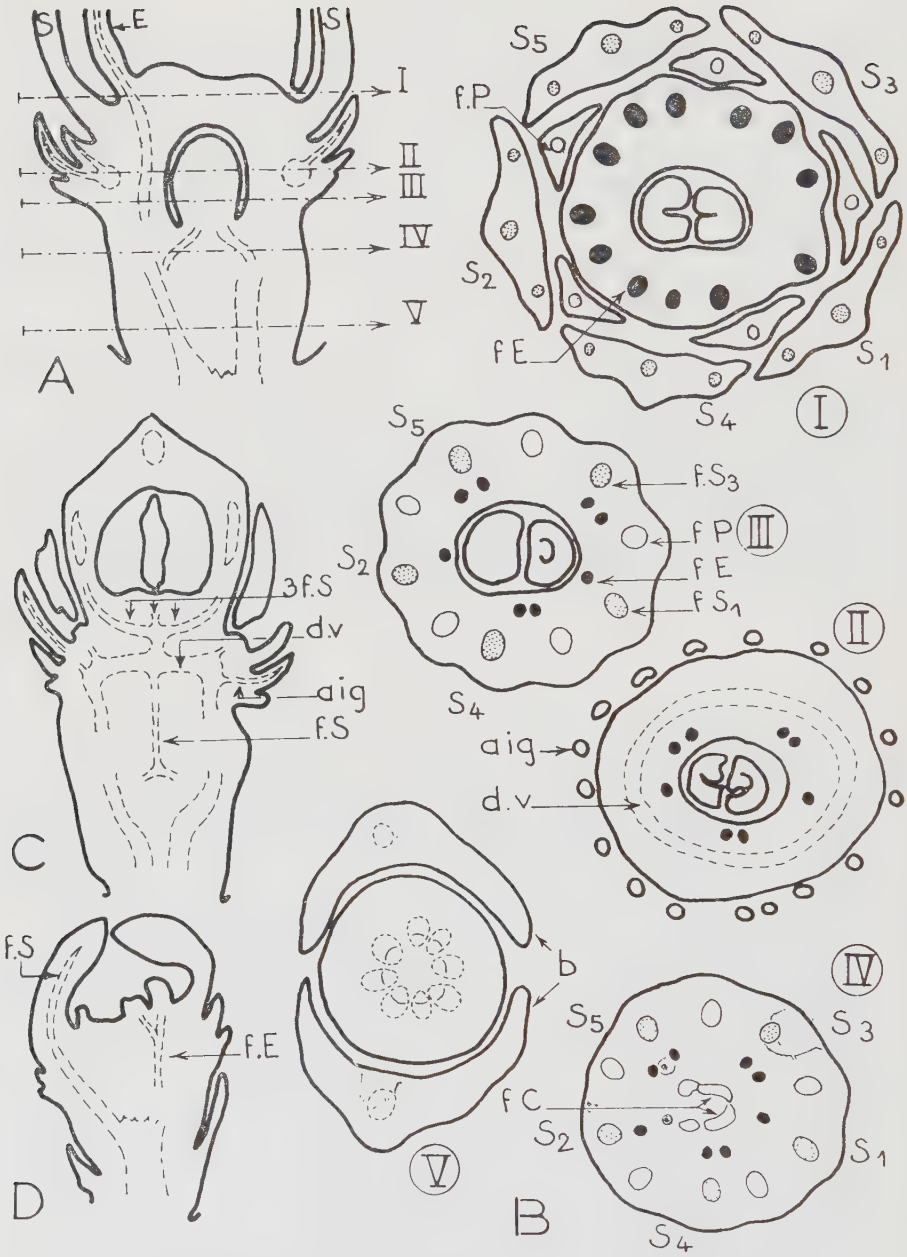


Fig. 66. — Vascularisation de la fleur.

A. — Coupe longitudinale (non axiale) indiquant le niveau où ont été effectuées les coupes transversales. On voit la section arrondie du diaphragme vascu-

— 3) L'exemple choisi possède 12 étamines groupées de la manière suivante (fig. B, I) :

en face de	S_1	: 1	étamine
»	S_3	: 3	»
»	S_5	: 3	»
»	S_2	: 2	»
»	S_4	: 3	»

Leurs faisceaux conducteurs pénètrent ainsi dans le réceptacle. Mais, rapidement, les faisceaux du groupe de 2 étamines se réunissent pour former un seul cordon (fig. D et fig. B, III, une seule trace en face de S_2). De même, les faisceaux des groupes de 3 étamines se réunissent pour former deux cordons (fig. B, III, deux traces en face de S_3, de S_5 et de S_4). Les trajets se maintiennent ainsi tout le long du réceptacle (fig. B, II et IV).

On est passé de : 1, 3, 3, 2, 3 = 12 faisceaux
à : 1, 2, 2, 1, 2 = 8 faisceaux

— 4) Les faisceaux carpellaires suivent un trajet oblique, puis s'unissent aux tissus conducteurs venant des autres pièces florales dans la moitié inférieure du réceptacle (fig. A et fig. B, IV).

— 5) Les faisceaux des sépales, pétales et étamines sont indépendants jusqu'en-dessous du niveau de l'insertion des carpelles (fig. B, IV), puis ils se groupent, et, avec ceux des carpelles, ne forment plus, dans le pédoncule, qu'un cercle de huit faisceaux isolés (fig. B, V).

---

laire recueillant les cordons conducteurs des aiguillons, le trajet régulier de la trace d'une étamine et la courbe oblique des faisceaux carpellaires.

B. — Coupes transversales. — I, coupe située juste au-dessus de l'insertion des sépales et des pétales. Les faisceaux des sépales sont ponctués ; ceux des pétales, laissés en blanc ; ceux des douze étamines, passés au noir. — II, coupe passant dans le diaphragme vasculaire (d. v.) des aiguillons (aig.) ; il n'y a aucune trace de sépale et de pétale, et les traces des étamines se sont groupées (8 seulement). — III, coupe effectuée sous le diaphragme. On retrouve les traces des sépales (une seule par sépale) intercalées entre celles des pétales. — IV, coupe dans la partie inférieure du réceptacle. Les faisceaux carpellaires (f. C.) ont, ici, un trajet horizontal. — V, coupe dans le pédoncule floral. L'ensemble du système vasculaire est représenté par huit faisceaux.

C. — Coupe longitudinale, tangentielle. On voit se réunir les trois faisceaux d'un sépale (3 f. S.) en une seule trace, laquelle s'incorpore presque immédiatement au diaphragme vasculaire (d. v.) ; en dessous, la trace unique du sépale réapparaît indépendante (f. S.).

D. — Coupe longitudinale, non axiale, montrant le trajet d'un faisceau sépalaire et le groupement des faisceaux de deux étamines voisines (f. E.).
(b., bractéole ; f. C., f. E., f. P., f. S., faisceaux des carpelles, étamines, pétales, sépales).

— 6) La vascularisation des aiguillons présente un aspect tout à fait particulier. Sur la coupe longitudinale de la figure A, on remarque, de chaque côté du réceptacle, deux sections arrondies qui recueillent les tissus conducteurs venant des aiguillons. En effet, l'ensemble de ces cordons forme un « diaphragme » en anneau (fig. B, II). Sur une coupe transversale, à ce niveau, n'apparaissent pas les faisceaux des sépales et des pétales, car ils s'incorporent au diaphragme. Mais, tout de suite, en dessous, ils reprennent leur individualité et on les retrouve à leur même place, indépendants (fig. B, IV et fig. C). Ainsi, *la vascularisation des aiguillons interrompt localement le trajet des faisceaux des sépales et des pétales, mais elle n'en modifie aucunement le parcours.*

CHAPITRE III

LA SEMENCE — DEVELOPPEMENT ONTOGENIQUE DE PLANTS PROVENANT DE GERMINATIONS

Le « fruit » dans son entier représente la semence de l'Aigremoine. Sa paroi est constituée par le réceptacle durci et lignifié (fig. 67, I et V). Les pièces florales restantes : sépales, pétales (le plus souvent tombés), étamines, se sont refermées, formant un capuchon au-dessus de l'orifice réceptaculaire (fig. I). Alors que la fleur était dressée, contre l'axe principal, à maturité le fruit est pendant, ce qui a comme conséquence de déplacer latéralement son insertion (fig. II).

Le plus généralement, *un seul ovule accomplit son développement en graine*, et les tissus carpellaires se transforment en une enveloppe mince et sèche. Le second ovule avorte ; peut-être n'a-t-il pas été fécondé.

La graine possède un seul tégument détachable et présente tous les caractères d'une graine provenant d'un ovule anatrope : raphé, hile proche du micropyle, chalaze à l'opposé du hile (fig. III et IV).

C'est une graine exalbuminée. Cependant, il persiste un *reste d'albumen* entre l'embryon et le tégument séminal. Le reste d'albumen, signalé par Péchoutre (1902), est représenté par une assise cellulaire (fig. 69, I, A). Cette assise unique se dédouble au niveau du pointement de la radicule ; elle est riche en réserves dans la partie qui entoure les cotylédons.

I. — ETUDE DE LA GRAINE

L'embryon droit est chargé de réserves. Entre les deux cotylédons volumineux, le point végétatif, aplati, est recouvert par une ébauche foliaire (fig. 69, I). Il forme un îlot de cellules isodiamétriques contenant des réserves en fines granulations. Immédiatement en dessous de lui, des cellules allongées, possédant le même type de réserves, sont celles du procambium de l'axe hypocotylé.

Deux sortes de tissus peuvent être distinguées dans l'embryon. Les tissus qui sont formés de *cellules petites,* renfermant de *fines granulations de réserve,* appartiennent au *point végétatif* (cellules isodiamétriques) et au

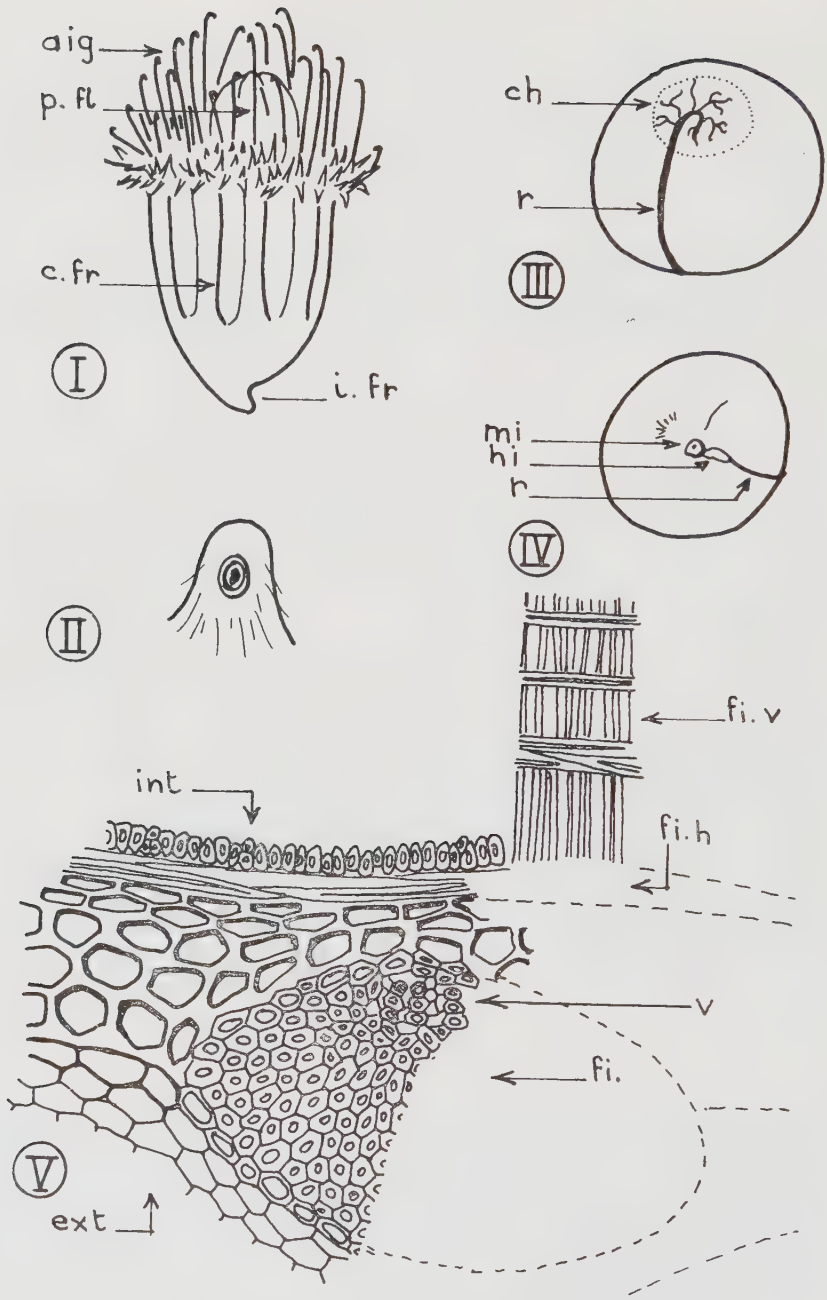


Fig. 67. — Fruit et graine.

I. — La semence est constituée par le fruit en entier. (aig., aiguillons durs et crochus ; c. fr., côtes du fruit ; i. fr., emplacement latéral de l'insertion du fruit ; p. fl., pièces florales desséchées formant un capuchon).

procambium (cellules allongées). Les tissus qui sont formés de *cellules plus grandes,* avec des *granulations plus volumineuses,* appartiennent aux cotylédons et à l'écorce de l'axe hypocotylé et de la radicule.

Les observations cyto-chimiques dont nous allons donner le compte rendu ont été faites sur la « graine mûre », donc sur la « graine sèche ». L'emploi de fixateurs liquides peut dans une certaine mesure modifier, en les hydratant, la forme et la qualité des réserves. VAZART (1960), dans un article sur les grains d'aleurone du malt, précise qu'aucun fixateur usuel ne conserve la structure du grain d'aleurone.

Différentes techniques ont permis d'étudier la nature des réserves : protidiques (aleurone), glucidiques (amidon), et lipidiques. Nous avons, aussi, procédé à une recherche des tanins. De plus, le chondriome, conservé par certains fixateurs, a pu être analysé.

Des coupes à main levée ont montré la présence de deux types de réserves : *l'aleurone et les lipides.* Le réactif iodo-ioduré (technique de Guilliermond) n'a mis en évidence aucun grain d'amidon. Les grains d'aleurone constituent la réserve principale : dans la substance fondamentale, teintée en brun clair, se détache un cristalloïde, aux contours nets, brun foncé et des globoïdes incolores en nombre variable. L'emploi du Noir Soudan B en solution alcoolique a montré les lipides sous forme de fines granulations bleu foncé.

Cette étude préliminaire a été suivie d'observations plus précises sur coupes microscopiques.

A. — Réserves protidiques et chondriome

Après le fixateur de Regaud, divers types de coloration ont été employés : le réactif iodo-ioduré (technique de Guilliermond), la fuchsine d'Altmann et l'hématoxyline ferrique de Regaud.

Pour obtenir des coupes au microtome, nous avons dû sectionner la

---

II. — Pédoncule montrant la cicatrice de l'insertion.

III et IV. — Graine recouverte de son tégument unique. Elle provient d'un ovule anatrope : raphé (r.), hile (hi.) proche du micropyle (mi.), chalaze (ch.) à l'opposé du hile.

V. — Coupe transversale dans le réceptacle montrant la sclérification et l'épaississement des membranes cellulaires. Un capuchon de fibres sclérifiées (fi.) coiffe les tissus conducteurs (v., vaisseaux). Vers l'intérieur du réceptacle (int.), des couches de fibres sclérifiées, horizontales (fi. h.) se superposent à une couche de fibres sclérifiées verticales (fi. v.), elles-mêmes recoupées par d'autres fibres horizontales dont on a représenté une partie vue de face.

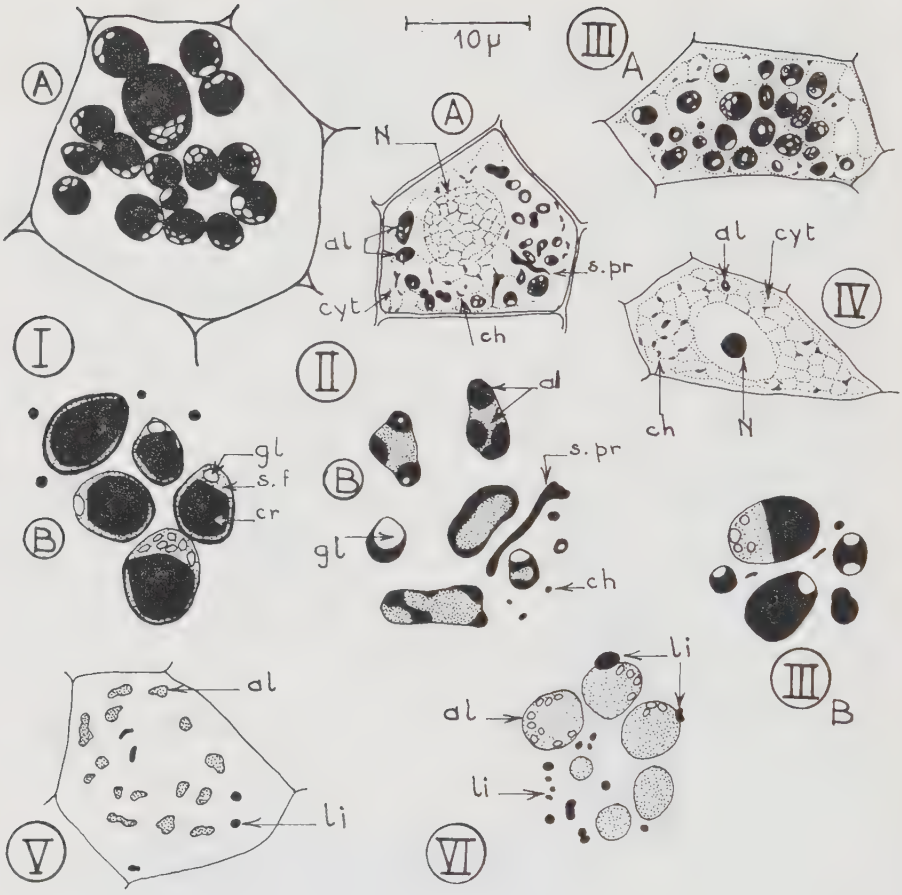


Fig. 68. — Etude cytochimique des réserves de la graine.

I. — Cellule du parenchyme cotylédonaire.

A, Regaud-fuchsine d'Altmann : globoïdes incolores et réfringents, cristalloïdes et substance fondamentale non distincts, rouge vif.

B, Regaud-hématoxyline : globoïdes (gl.) incolores et réfringents, cristalloïdes (cr.) violet foncé, substance fondamentale (s. f.) violet plus clair.

II. — Cellule sous-épidermique du point végétatif.

A, Regaud-fuchsine d'Altmann : noyau réticulé (N.), cytoplasme réticulé (cyt.), aleurone (al.) rouge vif avec globoïdes incolores, substance protéique (s. pr.) rouge en plaque, chondriome (ch.) en fines granulations sur les mailles du réseau cytoplasmique.

B, Regaud-hématoxyline : aleurone hétérogène avec des plages violet foncé dans une substance violet-gris plus clair et globoïdes incolores.

III. — Cellule corticale de la racine.

A, Regaud-fuchsine et B, Regaud-hématoxyline : les grains d'aleurone sont d'une taille intermédiaire entre celles rencontrées dans le point végétatif et dans les cotylédons. Leur structure n'est pas parfaitement définie.

graine du côté opposé au pointement de la radicule, et effectuer un bain de paraffine supplémentaire. Dans le bloc de paraffine, la graine est orientée de façon que le rasoir entame, en premier, la partie sectionnée. Sans ces précautions, l'embryon se détache à chaque coupe, et le ruban de paraffine ne retient que l'enveloppe séminale.

1°) Etude des cellules du parenchyme cotylédonaire (fig. 68, I, A et B)

Dans chaque cellule, les *grains d'aleurone* très *volumineux* et *nombreux* montrent nettement, par la coloration à l'hématoxyline (fig. B), un cristalloïde violet foncé accompagné de nombreux globoïdes incolores et réfringents, noyés dans la substance fondamentale gris clair. Par la coloration à la fuchsine d'Altmann (fig. A), la distinction entre cristalloïde et substance fondamentale n'est plus visible.

2°) Etude des cellules du point végétatif (fig. 68, II, A et B)

C'est par la coloration à la fuchsine d'Altmann que les préparations sont le mieux analysables (fig. A). Le cytoplasme se présente sous la forme d'un fin réseau, de même que la substance nucléaire. A l'intérieur des mailles du cytoplasme, des grains d'aleurone forment des masses rouge vif aux formes complexes, pourvues ou non de globoïdes incolores. Au niveau des mailles du réseau cytoplasmique, des granulations petites et rouges peuvent être identifiées comme des éléments granuleux du chondriome. Enfin, des constituants allongés et épaissis s'étalent aussi bien à l'intérieur que sur les mailles du réseau ; ce ne sont pas des plastes (leur taille paraît trop importante), ni des grains d'aleurone reconnaissables. La teinte rouge et la forme permettent plutôt de penser que ce sont des substances protidiques accumulées lors de la dessiccation de la graine.

La coloration par l'hématoxyline ferrique de Regaud apporte quelques précisions au sujet des grains d'aleurone (fig. B). Alors que, dans les cellules du parenchyme cotylédonaire, les cristalloïdes ont une coloration

---

IV. — Cellule du procambium particulièrement dépourvue d'aleurone (légendes identiques à celles de la figure II).

V et VI. — Lipides (Meves, safranine). V, cellule du point végétatif ; VI, parenchyme cotylédonaire. (li., lipides noirs ; al., aleurone rouge par la safranine).

(Les dessins des figures B et VI sont représentés à un grossissement environ deux fois plus fort).

violet foncé uniforme, dans les cellules du point végétatif, *les grains d'aleurone déformés apparaissent comme des masses hétérogènes,* violet foncé et gris plus clair. Cette différence de teinte peut correspondre à des inégalités dans la déshydratation des vacuoles protidiques lors de la maturation de la graine.

3°) Etude des cellules de l'écorce de l'axe hypocotylé et de la radicule (fig. 68, III, A et B)

Le réseau cytoplasmique est encore très net (fig. A). Les grains d'aleurone, plus petits que ceux des cotylédons, présentent quelques formes rappelant ceux du point végétatif. Des différences de teintes à leur niveau sont assez souvent visibles (fig. B).

4°) Etude des cellules du procambium (fig. 68, IV)

Les grains d'aleurone y sont très petits ; les formes sont analogues à celles du point végétatif. Certaines cellules particulièrement dépourvues d'aleurone mettent bien en évidence le réseau cytoplasmique et le chondriome uniquement représenté par des mitochondries ou de courts bâtonnets.

B. — Réserves glucidiques

Après une fixation au mélange de Regaud ou de Navachine, les colorations par la technique de Guilliermond au réactif iodo-ioduré et celle de Mac-Manus au réactif de Schiff, permettent d'affirmer qu'*aucun grain d'amidon* n'a été trouvé dans les différents tissus de l'embryon, même à l'état de sécrétion à l'intérieur d'un plaste. Les formes complexes observées dans les cellules du point végétatif ne renferment pas de formations amylifères.

C. — Réserves lipidiques

Le fixateur de Meves colore en noir les fines *granulations lipidiques.* Elles apparaissent *en assez grande abondance dans tous les tissus de l'embryon* (cellules du point végétatif ou des cotylédons, fig. 68, V et VI). Ce fixateur a l'inconvénient de conserver, aussi, les tanins ; ceux-ci ont donc été recherchés en faisant agir l'alun de fer après une fixation au mélange

de Regaud. *Aucune trace de tanins* n'a pu être décelée dans les cellules de l'embryon ; de même la fuchsine d'Altmann, qui les colore en jaune orangé, n'en avait pas montré non plus.

En conclusion, l'étude cytologique et cyto-chimique met en évidence, dans la graine d'Aigremoine, la présence de *réserves protidiques et lipidiques.* Le chondriome est formé essentiellement d'éléments non différenciés : mitochondries et courts bâtonnets. Aucun plaste amylifère n'a été identifié.

La forme et la qualité des réserves protidiques varient suivant la nature des tissus qui les renferment :

— *les cellules où les grains d'aleurone sont nombreux, mais de petite taille, sans structure bien définie,* appartiennent au *point végétatif* et au *procambium,* qui sont des « *tissus méristématiques stoppés dans leur fonction par la dessiccation* » ;

— *les cellules où les grains d'aleurone sont volumineux, nombreux, bien structurés,* appartiennent au parenchyme *cotylédonaire,* qui est un *tissu différencié ;*

— enfin, *les cellules aux grains d'aleurone assez nettement reconnaissables, un peu intermédiaires entre les deux types précédents,* appartiennent à *l'écorce de l'axe hypocotylé et de la radicule.* Lorsque la dessiccation de la graine est intervenue, *ces tissus étaient en voie de différenciation.*

Ainsi, ces observations permettent de penser que la déshydratation et l'accumulation des réserves protidiques, lors de la maturation de la graine, se font dans des conditions différentes, suivant l'état méristématique des cellules dans lesquelles ces phénomènes se produisent.

II. — LA GERMINATION

Dans la nature, au voisinage des pieds d'Aigremoine, on trouve quelquefois de petites pousses provenant de germinations.

Au laboratoire et en serre, les germinations s'obtiennent difficilement. C'est une des raisons pour lesquelles la plus grande partie des observations a été faite sur des pieds provenant de rhizomes. Cependant, nous avons essayé de connaître le mode de développement à partir de la graine, puisque celui-ci se produit dans la nature.

Nous pensons que *le handicap essentiel à un bon rendement de germination est dû à la dureté excessive du réceptacle constituant la paroi du fruit.*

La figure 67, V montre la structure complexe de la paroi. Les faisceaux conducteurs sont coiffés par un capuchon important de fibres sclérifiées, formant les côtes du fruit. Entre les côtes, les cellules possèdent des membranes épaissies et l'ensemble est doublé intérieurement d'une superposition de couches de fibres de directions verticale et horizontale. Cet aspect permet d'expliquer, à lui seul, la qualité imperméable du tégument. L'orifice réceptaculaire, sous le capuchon des restes de pièces florales desséchées, permet certes, à l'eau et aux gaz d'atteindre la graine, mais le gonflement de celle-ci est freiné par la résistance de la coque réceptaculaire.

Les semis effectués nous ont permis de remarquer que le rendement à la germination est meilleur lorsqu'on peut utiliser des semences récoltées peu de temps après leur maturation. A ce moment, le réceptacle est encore suffisamment souple et perméable, mais le dessèchement et le durcissement de celui-ci s'accentuent avec le vieillissement et, pour obtenir des plantules en cours d'année, il est alors indispensable de scarifier le fruit.

III. — EVOLUTION DU MERISTEME APICAL DANS L'ONTOGENESE D'UN PLANT D'AIGREMOINE PROVENANT D'UN SEMIS

La germination de l'Aigremoine est épigée. Les deux cotylédons sont portés au-dessus du sol par un axe hypocotylé dont la hauteur n'excède pas un centimètre.

La première feuille est entière, arrondie et dentée. Elle était déjà présente dans la graine. La seconde porte trois folioles groupées au sommet du pétiole. Les deux premières feuilles naissent, l'une après l'autre, en décussation avec les cotylédons (fig. 70, III).

La troisième, la quatrième et la cinquième feuilles possèdent encore trois folioles, mais pour la sixième, il s'y ajoute deux petits lobes insérés, face à face, plus bas sur le pétiole. Le nombre des folioles augmente progressivement sur les nouvelles feuilles et il faut attendre la dixième ou la onzième pour retrouver la forme pennatiséquée caractéristique. La figure 70, III montre que, dès la troisième feuille, la décussation disparaît, faisant place à une disposition spiralée.

Les inflorescences que portent ces pieds sont réduites. L'étude phyllotaxique a montré que les contacts parastiques sont d'ordre peu élevé ; deux hélices peuvent être tracées depuis les premières feuilles jusqu'aux sépales de la fleur terminale.

L'évolution du méristème apical va être suivie pendant l'ontogénie de la pousse complète.

A. — Point végétatif dans la graine mûre
(fig. 69, I, A et B)

Le point végétatif, aplati, ne comporte qu'un petit lot de cellules chargées de réserves. Sa délimitation peut être établie en considérant la taille des grains d'aleurone qui devient brusquement plus importante dans les cellules avoisinantes. Ce petit méristème semble constitué de trois couches cellulaires homogènes. Les différents territoires d'un point végétatif ne sont pas encore constitués à ce stade.

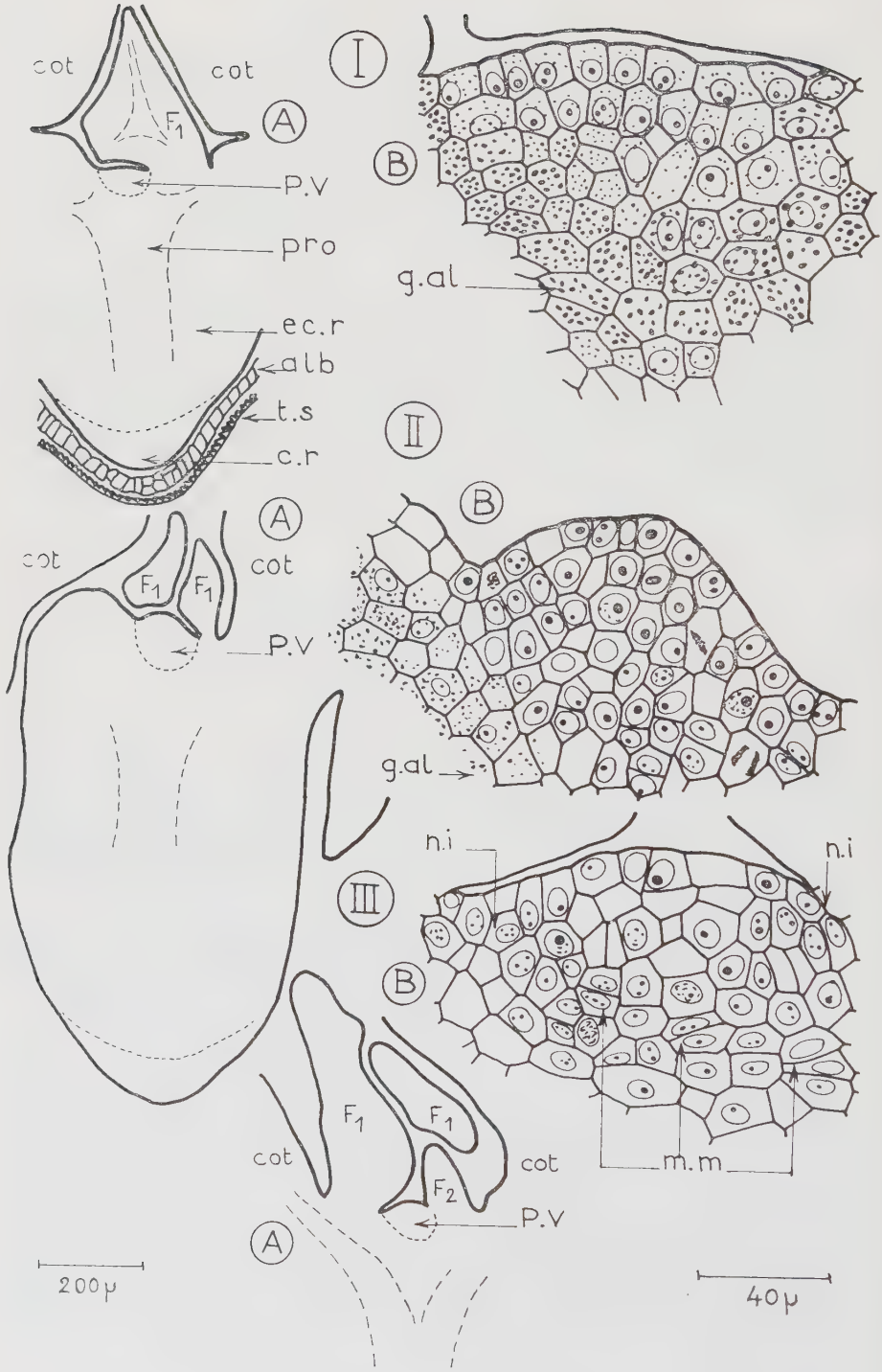
B. — Point végétatif au début de la germination avant l'étalement des cotylédons
(fig. 69, II et III)

Lorsque la radicule commence à poindre hors du réceptacle (fig. II, A et B), deux faits peuvent être relevés au niveau du point végétatif. D'une part, des *mitoses apparaissent* et le méristème se bombe en dôme, d'autre part, *les granulations de réserve disparaissent.* Aucun grain d'aleurone n'est visible dans les cellules qui ont repris une activité proliferatrice et, en même temps, ces constituants entament leur régression dans les cellules avoisinantes.

Une zonation ne peut véritablement être tracée encore à ce moment. Peut-être, çà et là, dans la partie inférieure du méristème, deux cellules superposées indiquent-elles un méristème médullaire en organisation.

La radicule continue de croître, les cotylédons ne sont pas encore sortis de la semence, alors que la seconde feuille est formée (fig. III, A et B). A ce moment, le point végétatif possède nettement un *méristème médullaire* sous une *zone apicale axiale* haute de trois (quatre) cellules. Latéralement, les caractères d'un *anneau initial,* tout au moins par l'aspect des noyaux aux nucléoles petits et nombreux, commencent à se préciser.

Buvat (1952), chez le *Myosurus minimus,* remarque qu'au tout début de la germination les deux assises tunicales et le méristème médullaire sont les seuls éléments du méristème. Le « *corpus* » (qui correspondrait


I
A
B
cot
cot
F1
P.V
pro
ec.r
alb
t.s
c.r
g.al
II
A
B
cot
cot
F1
F1
P.V
g.al
III
B
n.i
n.i
m.m
A
cot
cot
F1
F1
F2
P.V
200μ
40μ

chez l'Aigremoine aux quelques cellules, difficilement repérables, situées, dans la zone apicale axiale, entre l'assise sous-épidermique et les premières cellules du méristème médullaire) n'existe pas encore dans les jeunes germinations. Il se constitue plus tard à partir de la seconde assise tunicale.

C. — Point végétatif du jeune plant

Lorsque le point végétatif forme les quatrième et cinquième feuilles (fig. 70), il est structuré et son mode de fonctionnement, avec alternance des phases d'initiation et de régénération de l'anneau initial, devient évident. La taille reste réduite (35 à 57 μ de diamètre). La mise en place des bourgeons axillaires se fait rapidement dès que la feuille est une ébauche et une organogénèse s'y produit lorsque le méristème axillaire est organisé (par exemple, à l'aisselle de F_1, fig. I).

Dans le début de la phase végétative, les entre-nœuds sont plus hauts chez les plants provenant de germinations que chez les pousses portées par un rhizome. L'axe subit, directement sous le méristème, une croissance en longueur plus rapide. On ne peut donc dissocier les deux temps : phase végétative en rosette et phase végétative d'élongation.

D. — Méristème apical à la fin de la phase végétative et méristème inflorescentiel
(Pl. IX)

A la fin de la phase végétative, l'apex est plus saillant (fig. A) et plus volumineux (80 μ de diamètre). Puis il entre dans la phase inflorescentielle

---

Fig. 69. — Point végétatif dans la graine et au début de la germination.

I, A et B. — *Graine mûre.* Une feuille (F_1) est déjà formée dans la graine. Le point végétatif (P. V.) est aplati ; il est constitué de trois couches cellulaires bourrées de réserves de petite taille. Les cellules directement avoisinantes possèdent des grains d'aleurone (g. al.) nettement plus volumineux. Entre l'embryon et le tégument séminal (t. s.) persiste un reste d'albumen (alb.). (cot., cotylédon ; c. r., coiffe de la radicule ; ec. r., écorce de la radicule ; pro., procambium).

II, A et B. — *Début de la germination.* La radicule commence à poindre par l'orifice réceptaculaire. Le point végétatif est légèrement bombé ; ses cellules présentent des mitoses et elles ont perdu leurs réserves.

III, A et B. — *Germination plus avancée.* Les cotylédons ne sont pas encore sortis de la semence. Une seconde feuille (F_2) est formée. Le point végétatif commence à être structuré : au sommet, la zone apicale axiale ; latéralement, l'anneau initial se dessine avec des cellules plus petites et des noyaux aux multiples nucléoles (n. i.), noyau interphasique ; le méristème médullaire est actif (m. m.).

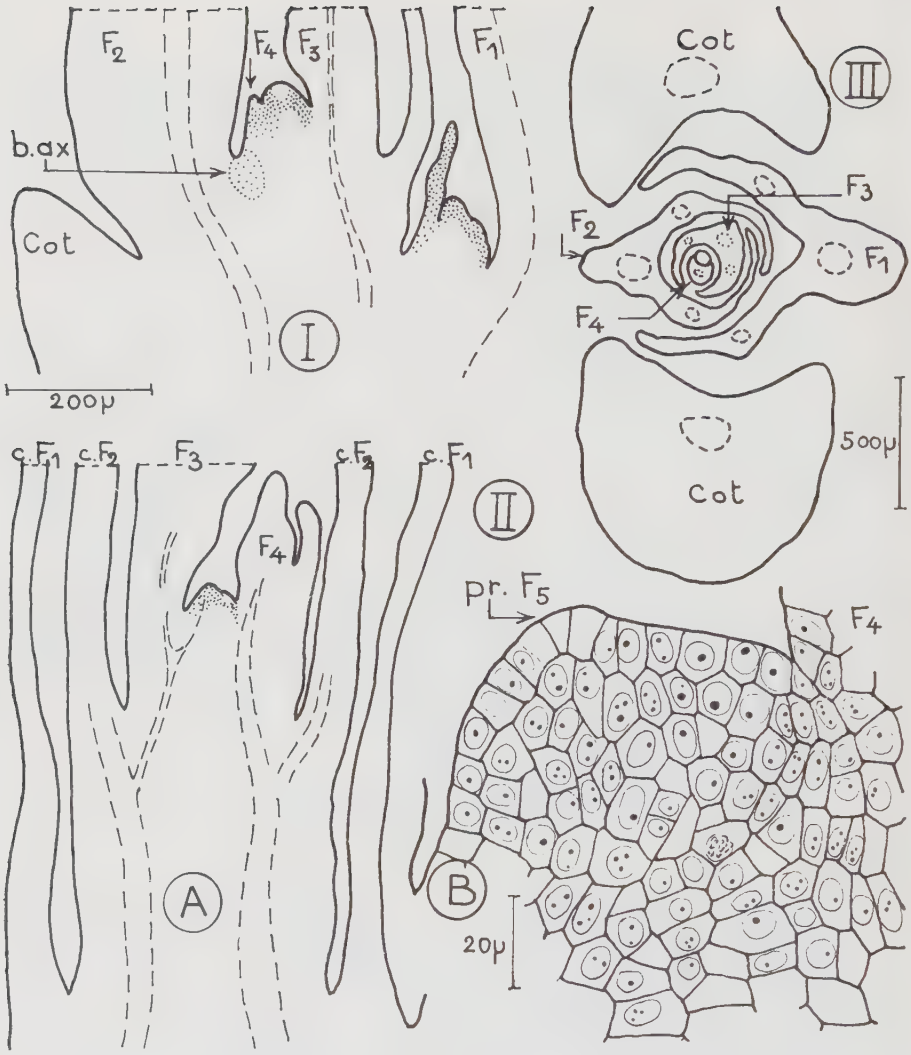


Fig. 70. — Phase végétative d'une pousse provenant d'un semis.

I. — *L'apex forme la 4e feuille* (F_4). Le point végétatif est structuré. Les bourgeons axillaires (b. ax.) se constituent et se développent près du sommet.

II, A et B. — *L'apex forme la 5e feuille.*

A, remarquer la hauteur des entre-nœuds et l'étroitesse de la pousse.

B, le primordium de la 5e feuille (pr. F_5) a entamé l'anneau initial. A droite, à l'aisselle de F_4, on reconnaît la phase de restauration de l'anneau initial.

III. — *Coupe transversale.* Les feuilles F_1 et F_2 ne sont pas opposées, elles sont en décussation avec les cotylédons. Dès la 3e feuille, la disposition spiralée s'installe.

(c. F_1, F_2..., cornes foliaires de F_1, F_2... ; cot., cotylédon).

et on peut retrouver à son niveau la structure et le fonctionnement qui ont été décrits pour les pousses aériennes provenant du rhizome.

La figure B montre, à droite du méristème, la régénération de l'anneau initial par mitoses anticlines au-dessus d'un très jeune primordium-naissant et, à gauche, le bourgeon floral nettement délimité par une « zone en coquille » à l'aisselle d'une jeune ébauche.

La figure C peut être considérée comme un stade légèrement plus avancé que celui de la figure B. Elle montre, à droite, le début de la localisation du bourgeon floral à l'aisselle de la jeune bractée (qui, sur la figure précédente, était un primordium-naissant). La hauteur du cône apical au-dessus de cette bractée a augmenté par la régénération de l'anneau initial.

Le méristème ne forme que peu de fleurs et, vers la fin de la phase inflorescentielle (fig. D), on peut constater qu'*une vacuolisation gagne toutes les cellules de l'apex.*

Les figures E et F montrent l'initiation et le début de la croissance des sépales de la fleur terminale. La zone apicale axiale apparaît très vacuolisée, mais, plus tard, elle subit une dédifférenciation lors de la formation des pièces reproductrices. Les derniers bourgeons axillaires ne se développent pas.

En résumé, l'évolution du méristème apical d'une pousse provenant d'un semis est retrouvée identique à celle observée sur les pousses de rhizome. Après une phase uniquement végétative (au début de laquelle on voit se construire le point végétatif), l'apex entre dans une phase inflorescentielle, puis il donne une fleur terminale. L'initiation des feuilles, des bractées et de leurs bourgeons axillaires végétatifs et floraux, celle de la fleur terminale, se font, dans les deux cas, de façon semblable. *Le fonctionnement de l'anneau initial suit le même modèle.* Cependant, *la zonation de l'apex paraît,* ici encore, *moins évidente.* Les caractères de coloration, à eux seuls, aussi bien dans la phase végétative que dans la phase inflorescentielle, ne permettent pas de tracer une délimitation précise des territoires.

L'inflorescence possède peu de fleurs. Ce fait est en relation, d'une part, avec un méristème de taille réduite (100 à 115 μ) *et, d'autre part, avec un phénomène de vacuolisation qui s'installe rapidement. La fleur terminale se forme immédiatement après.*

TROISIEME PARTIE

Morphologie et développement ontogénique de deux autres Rosacées

CHAPITRE I

LE *POTERIUM SANGUISORBA* L.

I. — DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Le *Poterium sanguisorba* L. possède un *rhizome sympodial ramifié* qui est de direction sensiblement verticale, avec cependant quelques ramifications horizontales.

Plusieurs bourgeons axillaires, situés à la base d'une pousse aérienne desséchée, se développent chaque année. La multiplication végétative y est ainsi plus importante que chez l'Aigremoine et le rhizome est par conséquent plus complexe.

Sur un même rhizome, les nouvelles pousses annuelles ou bien croissent simultanément, ou bien s'échelonnent durant la belle saison.

La phase végétative du *Poterium* comprend, comme chez l'Aigremoine, une phase en « rosette partielle » (Raunkiaer, 1934) et une « phase d'élongation ». Ensuite, l'inflorescence terminale se forme. Elle porte de 20 à 40 fleurs groupées au sommet d'une longue hampe florale.

L. et A. Bravais (1837 b) considèrent que l'inflorescence est une « *cime* » *spiciforme, contractée, descendante,* où la fleur terminale est quelquefois avortée. Pour ces auteurs, la « cime » est un groupe floral centrifuge dont les pédoncules naissent les uns des autres, à l'inverse de l'épi qui est un groupe centripète. La « cime » est descendante lorsque les axes nés d'un même pédoncule se développent et fleurissent dans l'ordre descendant. Cette « cime », lorsqu'elle ressemble à un épi, est dite « spiciforme », mais à la différence près de la fleur terminale s'épanouissant la première. Aucun dessin n'illustre cette interprétation à propos de la Pimprenelle.

Payer (1857) dit, au contraire, que c'est un *épi* où chaque fleur accompagnée de sa bractée-mère présente à sa base deux bractées latérales secondaires stériles. Le dessin qu'il donne d'une jeune inflorescence en train de se construire est significatif : elle est de *type indéfini.* Les observations que nous décrirons plus loin permettent de confirmer l'idée de Payer.

A. — Description de la pousse annuelle
Forme des organes foliaires et nature des bourgeons axillaires

A la fin de l'hiver, la plante est en rosette. Les feuilles sont pennées avec 11 à 13 folioles dentées et arrondies. La base du pétiole, prolongée par deux stipules dentées, entoure l'axe complètement. Les entre-nœuds sont très courts, de l'ordre du demi-millimètre ou moins encore.

Au printemps, la plante traverse une phase d'élongation avant d'entrer dans sa phase inflorescentielle. Au début, les feuilles sont du même type que celles de la phase en rosette, mais elles sont espacées de plusieurs millimètres. Ensuite les entre-nœuds deviennent plus grands, de l'ordre de 2 à 3 cm, et les feuilles se modifient : le pétiole est plus court, les folioles plus allongées sont moins nombreuses. Enfin, les dernières feuilles possèdent seulement 3 folioles au sommet d'un court pétiole et les stipules, devenues aiguës, ne sont plus dentées.

L'inflorescence porte des bractées membraneuses, transparentes, presque dépourvues de chlorophylle. Leur limbe est constitué de deux épaisseurs de cellules. Les fleurs sont sessiles et montrent à leur base deux bractéoles latérales de même nature que la bractée.

Ainsi, *le développement hétéroblastique indique une simplification des formes foliaires au fur et à mesure que l'on approche de la phase florale.*

Les bourgeons qu'axillent ces diverses formes foliaires sont de nature différente, suivant leur position sur l'axe principal.

A la base, les bourgeons placés à l'aisselle des feuilles complètes sont dormants et stoppés à un stade végétatif. Il arrive cependant qu'ils puissent se développer.

Au-dessus, les bourgeons placés à l'aisselle des feuilles plus réduites donnent des rameaux végétatifs terminés par une inflorescence de même type que l'inflorescence principale. Plus ils sont proches du sommet, plus leur phase végétative est courte.

Sur la longue hampe portant l'inflorescence terminale, il y a souvent deux ou trois bractées membraneuses qui axillent des inflorescences latérales. Elles sont directement florales au sommet d'un axe développé et nu.

En conclusion, au cours de son développement, la plante forme des feuilles de plus en plus réduites, axillant des rameaux de moins en moins complets.

B. — Phyllotaxie

Les contacts parastiques sont de type 1.2.3 durant la phase végétative. Les coupes transversales, montrant que la contiguïté se fait de deux en deux feuilles, permettent de supposer la présence de *deux centres générateurs,* donnant naissance à *deux hélices foliaires.*

Vers la fin de la phase végétative, les contacts parastiques deviennent du type 2.3.5, puis, au niveau de l'inflorescence terminale, ils sont du type 3.5.8 et se maintiennent ainsi jusqu'à la fin.

Le passage d'un type à un autre se fait de *façon progressive* et, s'il y a une augmentation du nombre des centres générateurs, *la phyllotaxie passe de deux hélices dans la phase végétative à trois ou cinq hélices dans l'inflorescence.*

C. — Etude morphologique de l'inflorescence

L'inflorescence du *Poterium sanguisorba*, en *épi contracté au sommet d'une longue hampe florifère, ne possède pas de fleur terminale.*

Toutes les fleurs, dont le nombre varie de 20 à 40, sont sessiles et portent à leur base deux bractéoles latérales. Les unes sont hermaphrodites, les autres femelles.

Ainsi se dégagent les ressemblances et les différences avec l'Aigremoine chez laquelle l'inflorescence, du type « grappe spiciforme », peut porter plus de cent fleurs hermaphrodites, échelonnées le long de l'axe, et se termine par une fleur.

1°) Sexe des fleurs

En règle générale, les auteurs s'accordent pour reconnaître que l'inflorescence du *Poterium sanguisorba* présente plusieurs types de fleurs :

fleurs mâles à la base,

fleurs femelles au sommet,

fleurs hermaphrodites dans une région intermédiaire (Payer, 1857 ; Irmisch, 1861 ; Baillon, 1867-69 ; Eichler, 1878 ; Engler et Prantl, 1894, et Bonnier). Dans les ouvrages de Systématique plus récents, une description identique est employée.

Cependant, les observations que nous avons faites conduisent à des conclusions différentes : les fleurs de la base de l'épi possèdent des étamines et des carpelles, elles sont hermaphrodites ; celles du sommet possèdent seulement des carpelles, elles sont femelles (quelquefois certaines peuvent avoir une ou deux étamines). Nous n'avons jamais vu de fleurs sans carpelles.

Il est nécessaire de préciser que seules seront fécondées les fleurs du sommet de l'épi, celles qui sont femelles. Les fleurs de la base de l'épi ne le seront pas, bien que possédant des ovules morphologiquement différenciés (Pl. XI, B, deuxième fleur en bas et à gauche). En effet, lorsque l'épi est presque mûr, il présente dans sa partie supérieure des fruits volumi-

neux, où les styles et les stigmates sont tombés, tandis que, dans sa partie inférieure, il porte des « fruits » de même forme, mais plus petits, où les styles et les stigmates sont encore présents. Une section longitudinale de ces deux types de fruits montre que, dans les premiers, les graines se développent avec chacune un embryon, tandis qu'à l'intérieur des seconds, il n'y a pas d'embryon. *Ainsi, seuls les fruits du sommet contiennent des graines.*

Les auteurs que nous avons cités semblent avoir considéré qu'une fleur qui possède des étamines, mais qui n'est pas fécondée, est une fleur mâle. Nous tenons à préciser qu'à l'origine elle est hermaphrodite. D'ailleurs, il est à remarquer que la plupart de ces auteurs sont des systématiciens et qu'une analyse approfondie de ce problème ne les concernait pas. Cependant, IRMISCH a signalé que, dans certains cas, *toutes* les fleurs de la base étaient hermaphrodites (et non mâles), et PAYER dit dans son texte : « Les fleurs mâles ont un pistil qui se développe peu et l'ovule se flétrit presque aussitôt sa naissance. » Le texte de PAYER ne s'accorde d'ailleurs pas complètement avec ses dessins. A la lecture, on imagine la Pimprenelle avec des fleurs mâles à la base de l'épi, et des fleurs femelles ou hermaphrodites au sommet (les fleurs hermaphrodites seraient donc celles qui possèdent une ou deux étamines). Mais les dessins montrent l'inverse : seraient femelles, les fleurs à une ou deux étamines et hermaphrodites, celles à nombreuses étamines (ce sont celles qu'il nomme mâles dans le texte). Il n'y a aucune coupe longitudinale des fleurs mâles qu'il a annoncées. L'impression reste confuse et il semble que PAYER, pour une fois, ne se serait pas servi pleinement de ses analyses ontogéniques.

En conclusion, nous pensons que le sexe d'une fleur doit être déterminé par la présence ou l'absence des organes reproducteurs mâle ou femelle, les phénomènes de fertilité ou de stérilité ne devant pas être considérés alors.

2°) RÉPARTITION DES FLEURS DE SEXE DIFFÉRENT

Plusieurs faits peuvent être déduits de l'observation.

a) *Inflorescences terminales.*

La proportion des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles varie d'un pied à un autre.

Il n'apparaît aucun rapport entre le nombre de fleurs d'une sorte et le nombre total des fleurs d'une inflorescence (par exemple pour deux inflorescences de 33 fleurs, l'une montre 30 fleurs ♀, l'autre 27 fleurs ⚥).

Les inflorescences pauciflores peuvent présenter une prédominance de fleurs hermaphrodites ou indifféremment de fleurs femelles. Il en est de même pour les inflorescences fournies.

Le rapport dans la répartition des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles paraît donc sans relation avec la capacité de floraison de la plante.

b) *Inflorescences latérales.*

On retrouve sur les inflorescences latérales la caractéristique de l'inflorescence terminale.

Un plant dont l'inflorescence terminale montre une prédominance du nombre de fleurs femelles (par exemple, 36 fleurs au total avec 32 fleurs ♀ et 4 fleurs ⚥) possède des inflorescences latérales uniquement femelles.

Un plant où l'inflorescence terminale montre une répartition plus équilibrée des fleurs des deux sortes (par exemple, 40 fleurs au total avec 11 fleurs ♀ et 29 fleurs ⚥) possède des inflorescences latérales avec des fleurs femelles et des fleurs hermaphrodites. Le nombre de fleurs femelles augmente pour les inflorescences les plus basses.

c) *Passage des fleurs hermaphrodites aux fleurs femelles.*

Sur toutes les inflorescences, le passage des fleurs hermaphrodites aux fleurs femelles se fait brusquement.

En suivant par ordre d'âge les fleurs hermaphrodites de bas en haut, on voit décroître légèrement le nombre des étamines. On passe ainsi de 25 à 30 étamines pour les fleurs de la base à 10 ou 16 étamines pour la dernière fleur hermaphrodite. Puis la fleur suivante ne possède aucune étamine : elle est femelle.

D. — Morphologie florale

La fleur du *Poterium* est périgyne.

Le calice comprend *quatre sépales* disposés en croix. Le sépale antérieur et le sépale postérieur naissent les premiers. Ils sont sur les deux hélices prenant leur départ au niveau des deux bractéoles. Puis viennent les sépales latéraux. Il nous a été donné de rencontrer des fleurs à cinq sépales, régulièrement disposés en quinconce ; trois sépales appartenaient à une hélice et deux à l'autre hélice.

Il n'y a pas de pétales.

Le nombre d'étamines dans la fleur hermaphrodite est important (jusqu'à 30 et plus). Payer (1857) dit qu'elles sont groupées en quatre phalanges

superposées aux sépales. Nous avons remarqué que, chez les fleurs à nombre très faible d'étamines (2 ou 3), la position de celles-ci n'est pas déterminée : ou bien elles sont groupées entre deux sépales, ou bien elles se font vis-à-vis de part et d'autre de la fleur, localisées en face de deux sépales ou entre eux.

Deux carpelles, libres, sont insérés au fond de la coupe réceptaculaire. Le plus généralement, leur axe est oblique par rapport au plan de symétrie de la fleur, mais il peut arriver qu'ils soient dans le sens antéro-postérieur. Chaque carpelle renferme un ovule anatrope, dressé. Un seul ou bien les deux ovules sont fécondés dans les fleurs femelles. Les fruits sont ainsi, indifféremment, à une ou deux graines.

II. — TRAVAUX ONTOGENIQUES

A. — La phase végétative

La zonation du point végétatif n'est pas toujours évidente, aussi bien sur les préparations colorées à l'hématoxyline que sur celles colorées au vert de méthyle-pyronine (test de Brachet).

Cependant, la forme des cellules, leur orientation dans l'ensemble de l'apex, les relevés de mitoses et l'aspect du noyau permettent de retrouver facilement les territoires décrits dans un point végétatif : anneau initial, méristème médullaire et zone apicale axiale (fig. 71, I et II).

La zone apicale axiale est plus importante que chez l'Aigremoine. La « tunica » est souvent formée de trois assises et, en dessous d'elles, un îlot de cellules polyédriques, disposées sans ordre, semble former le « corpus ». Nous n'avons pas parlé de « corpus » chez l'Aigremoine, car cette région de la zone apicale axiale y est ou bien excessivement réduite, ou bien même ne peut être retrouvée, le méristème médullaire remontant très haut dans le cône apical.

L'organogénèse foliaire se fait suivant les mêmes processus que chez l'Aigremoine. Des mitoses périclines sous-épidermiques sont les premiers signes de l'initiation foliaire. Au fur et à mesure que la feuille grandit, l'anneau initial, largement entamé, se restaure par des mitoses anticlines qui provoquent la croissance en hauteur du cône apical. Lorsque l'anneau initial est entièrement régénéré, les cellules situées dans sa partie inférieure se différencient ; elles entreront dans la constitution du segment de la prochaine feuille à naître dans ce secteur.

Dans la phase en rosette, le cône apical reste surbaissé durant toutes les phases de l'organogénèse d'une feuille (fig. 72, I, II, III), alors que, dans la phase d'élongation, il est plus haut (fig. 72, IV, V, VI). Cette

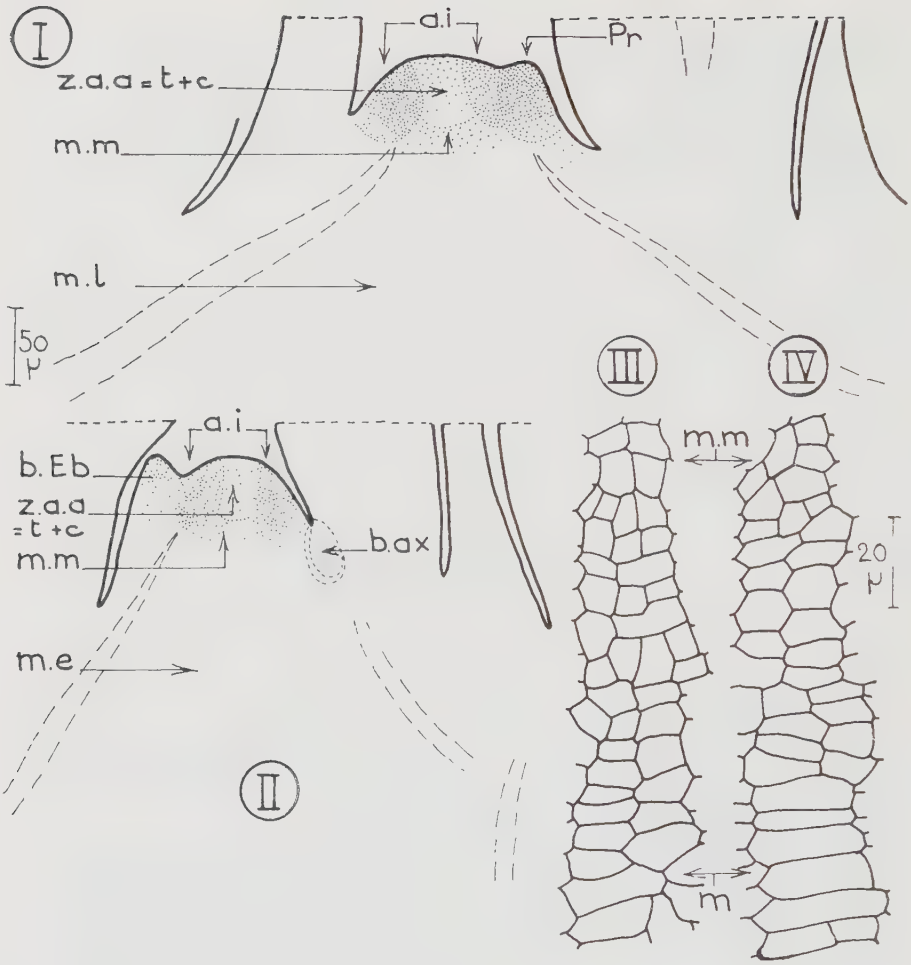


Fig. 71. — Point végétatif du *Poterium sanguisorba* L.

I. — *Phase en rosette.* La structure du point végétatif permet de reconnaître trois territoires : l'anneau initial (a. i.) en phase de régénération à l'aisselle du primordium (Pr.) à droite de la figure et, entièrement régénéré, à gauche de la figure, avec une région plus différenciée à la base ; le méristème médullaire (m. m.) qui fournit une moelle large (m. l.) ; la zone apicale axiale (z. a. a.) constituée par l'ensemble de la tunica et du corpus (t. + c.).

II. — *Phase d'élongation.* Le cône apical est plus élevé ; le méristème médullaire fournit une moelle étroite (m. e.) (b. ax., bourgeon axillaire ; b. Eb., bord d'une ébauche).

III et IV. — *Portion de tissu médullaire* dessinée à partir du méristème jusqu'à une distance de 180 μ du sommet, dans les points végétatifs de la phase en rosette (IV) et de la phase d'élongation (III). La forme et la taille des cellules sont sensiblement les mêmes. (m., moelle).

proéminence de l'apex est liée d'une part à une organogénèse rapide (croissance verticale du méristème plus importante), et d'autre part au comportement du méristème médullaire.

Le méristème médullaire fournit une moelle qui s'élargit beaucoup et rapidement lorsque la plante est dans sa phase en rosette. Au contraire, elle s'élargit peu au cours de la phase d'élongation (fig. 70, I et II).

L'examen d'une bande de tissu (fig. 71, III et IV), partant du méristème médullaire et allant jusqu'à une distance de 180 μ, comptée à partir du sommet, montre que *la forme et les dimensions des cellules sont sensiblement les mêmes dans les deux cas.* Les cellules du méristème médullaire ont les mêmes proportions (partie supérieure des fig. III et IV), ainsi que les cellules différenciées issues de son fonctionnement (peut-être sont-elles un peu plus aplaties à un niveau situé vers 180 μ dans la phase en rosette).

Ainsi, chez cette plante, l'élargissement de la moelle dans la phase en rosette, et l'élongation des entre-nœuds dans la phase d'élongation, sont dus essentiellement aux phénomènes de multiplication cellulaire. Le cloisonnement cellulaire est prédominant soit dans le sens vertical (moelle large), soit dans le sens horizontal (entre-nœuds hauts).

Les bourgeons axillaires.

Ils s'élaborent de la même manière que chez l'Aigremoine, mais présentent certaines particularités.

Un bourgeon axillaire végétatif est identifiable à la base de l'anneau initial entièrement régénéré à l'aisselle de la troisième ébauche foliaire. Le massif cellulaire méristématique qui est à l'origine est cerné par une « zone en coquille » bien visible (fig. 72, VII). Lorsque, par l'effet des cloisonnements cellulaires, ce méristème est devenu un mamelon légèrement saillant à l'aisselle de la cinquième feuille (fig. VIII), il apparaît, alors, inséré sur la feuille elle-même, dans un étranglement de sa partie inférieure. Ce déplacement est la conséquence de phénomènes de croissance inégalement répartis dans les tissus voisins : croissance plus importante de la base de la feuille que de l'axe à ce niveau. Il n'en est pas ainsi chez l'Aigremoine, où le bourgeon reste toujours solidaire de l'axe principal.

Plus tard, à l'aisselle de la sixième feuille par exemple (fig. IX), il a commencé son organogénèse et il est alors en position verticale entre l'axe et la feuille. Les tissus de l'axe se sont accrus et, par leur grandissement, ont compensé « l'avance » prise par la base de la feuille.

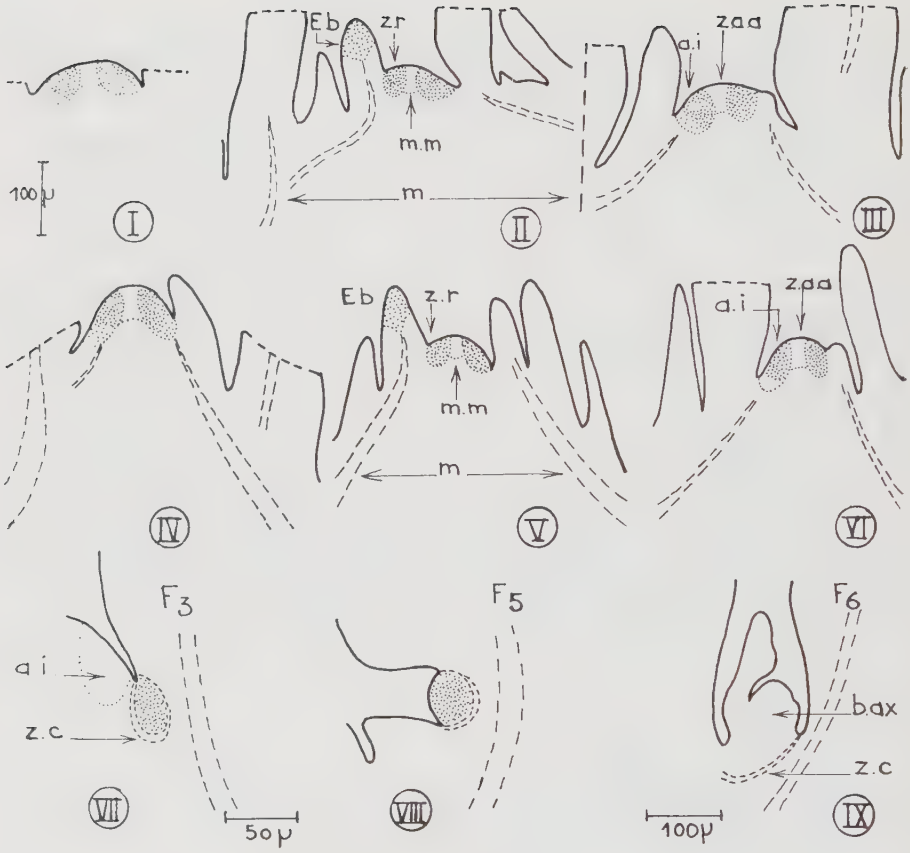


Fig. 72. — Point végétatif et bourgeon axillaire chez le *Poterium sanguisorba* L.

I, II et III. — *Phase en rosette.* Le cône apical reste surbaissé pendant toutes les phases de l'organogénèse foliaire. — I, stade précédant l'initiation. — II, stade de régénération de l'anneau initial (z. r.) au-dessus d'une ébauche (Eb.). — III, stade de fin de régénération de l'anneau initial (a. i.).

IV, V et VI. — *Phase d'élongation.* Le cône apical est surélevé durant les phases de l'organogénèse foliaire (stades équivalents aux précédents).

VII, VIII et IX. — *Bourgeon axillaire.* VII, à l'aisselle de la 3e feuille (F_3), il est reconnaissable à la base de l'anneau initial, cerné par une zone en coquille (z. c.). — VIII, à l'aisselle de la 5e feuille (F_5), il est devenu une protubérance méristématique, entraînée sur la partie inférieure de cette feuille par une croissance plus importante à la base de celle-ci. — IX, à l'aisselle de la 6e feuille (F_6), il est en organogénèse et a repris une position verticale par croissance de l'axe.

(b. ax., bourgeon axillaire ; m., moelle ; m. m., méristème médullaire ; z. a. a., zone apicale axiale).

B. — L'inflorescence

L'épi de la Pimprenelle possède peu de fleurs. La phyllotaxie a montré que les contacts parastiques sont du type 3.5.8 ; il y a, ainsi, sur une génératrice, 5 bractées et leur bourgeon floral dans une inflorescence de 40 fleurs et 3 seulement dans une inflorescence de 24 fleurs.

L'ontogénèse inflorescentielle est donc courte et rapide. De plus, le méristère apical ne forme pas de fleur terminale.

Les photographies de la planche X montrent les différentes étapes de l'élaboration de cet épi.

Le méristème, au début de la phase inflorescentielle (fig. A), est de taille importante. En effet, à la fin de la phase d'élongation avant l'élaboration de la première bractée, il a traversé une phase d'augmentation de volume par des cloisonnements cellulaires répartis dans son ensemble. On voit, sur la droite de la figure A, une jeune bractée (b) avec, à son aisselle, l'indication du bourgeon floral. Au-dessus, le flanc de l'apex est occupé par des cellules aplaties, régulièrement rangées, qui constituent l'anneau initial (c. a., cloisonnements anticlines). La restauration de celui-ci, après qu'il ait été entamé par la bractée et le bourgeon, a été importante et a provoqué la croissance verticale du méristème. A ce stade, la zonation de l'apex n'est jamais très évidente, même sur les préparations colorées au vert de méthyle-pyronine.

Lorsque plusieurs bractées ont été formées (fig. B), l'apex présente une légère zonation et a diminué de taille. La bractée (b) qui vient d'être formée et son bourgeon floral (bg. fl.) proéminent sont situés plus près du sommet. Au-dessus, l'anneau initial est très parenchymatisé à la base ; seules quelques cellules sont méristématiques dans la partie supérieure, au voisinage des cellules plus claires de la zone apicale axiale.

En comparaison avec le stade précédent, *la croissance verticale du méristème après une initiation est moins grande. Ceci est dû à une intensité de régénération de l'anneau initial moins importante.* Le développement et la différenciation des organes s'effectuent plus tôt.

Les bourgeons axillaires floraux ne sont pas cernés par une « zone en coquille ». Les cellules qui les constituent sont très méristématiques et cet ensemble est isolé des tissus voisins par des cellules parenchymatisées.

Au fur et à mesure que l'inflorescence vieillit, l'activité de régénération de l'anneau initial est de moins en moins intense et l'apex devient de plus en plus petit.

Sur la figure C, on voit, à gauche, la dernière bractée fertile (b') avec son bourgeon axillaire floral. Le méristème apical (m. ap.), de faible taille, est en train de former, à droite, une bractée (b) dont on suit le cordon procambial (pro) dans l'axe. Elle n'aura pas de bourgeon floral à son ais-

selle. La figure C se comprend mieux lorsqu'on examine un stade un peu plus avancé, celui de la figure D. Ici, le méristème apical est une petite protubérance où n'apparaissent nullement les cellules de restauration de l'anneau initial, aussi bien au-dessus du dernier bourgeon floral (à gauche) qu'au-dessus de la dernière bractée stérile (à droite). *Le méristème apical cesse alors de fonctionner par « défaut de régénération de l'anneau initial ».*

Ensuite, les dernières formations continuent leur croissance (fig. E) et le reste de l'apex se parenchymatise.

Les différentes étapes montrent qu'il n'y a pas de fleur terminale et l'observation d'un stade plus âgé le confirme. Sur la planche XI, A, on voit, au sommet et à gauche, une fleur (fl. 1.) formant des sépales, et à droite, une protubérance parenchymatisée entraînée à la base d'une bractée (b) développée. On aurait pu penser que, étant donné sa position, la fleur est terminale (la bractée de gauche, b', étant stérile) et que, à l'aisselle de la bractée de droite (b), le bourgeon axillaire s'est parenchymatisé. Il n'en est rien, car, en règle générale, lorsqu'une fleur est terminale, elle montre une « avance » sur les fleurs sous-jacentes. Or ici, cette fleur est « en retard » ; en effet, celles qui la précèdent immédiatement ont, au moins, déjà formé leurs étamines (E). Elle est donc bien la dernière fleur axillaire et l'apex est alors représenté par cette protubérance parenchymatisée.

L'étude ontogénique montre que *la hampe florifère ne se crée que lorsque l'inflorescence est entièrement constituée.*

Sur la planche X, B et XI, A, on voit que les « premières fleurs » sont assez proches des « dernières feuilles » de la pousse. Il en est de même, à ce stade, chez l'Aigremoine. Mais alors que chez cette plante une croissance en longueur se répartit également dans toute la hauteur de l'inflorescence, *chez la Pimprenelle, seule la portion de tissus située entre la dernière feuille et la première bractée va s'allonger beaucoup par l'effet de recloisonnements intenses dans la moelle et dans l'écorce.*

C. — La fleur

Le méristème axillaire floral est visible au-dessous de l'anneau initial entièrement restauré (Pl. X, A et B). Par l'effet d'une multiplication cellulaire, il devient une protubérance méristématique qui continue d'augmenter de volume pendant un certain temps (Pl. X, B, C et D). Puis les deux premiers sépales apparaissent par des cloisonnements périclines sous-épidermiques (Pl. XII, A). Les primordiums de sépales croissent d'abord horizontalement (Pl. XII, B) en même temps que se produit un élargissement de la nappe méristématique superficielle.

Plus tard, on voit poindre les primordiums d'étamines et la partie centrale du méristème se gonfle en un mamelon carpellaire (Pl. XII, C). Ensuite, à partir de ce mamelon, par un arrêt de la prolifération des cellules de la zone la plus axiale, se forment les deux primordiums de carpelles (Pl. XII, D). *Les différentes pièces florales : sépales, étamines, carpelles, sont disposées sensiblement sur un même plan. Donc, comme pour l'Aigremoine, on pourrait attendre une fleur à ovaire supère.*

La coupe réceptaculaire va, à partir de ce moment, commencer à se former par l'établissement d'un *méristème intercalaire* dans la région périphérique sous-jacente aux étamines et aux sépales (Pl. XII, E et F). Elle continue de grandir jusqu'à ce que le niveau de l'insertion des pièces florales atteigne le sommet des ovaires. La partie interne se renfle légèrement en un anneau enserrant les styles.

Ainsi, chez la Pimprenelle comme chez l'Aigremoine, la périgynie apparaît secondairement par l'activité d'un méristème intercalaire.

Le mode de développement qui vient d'être décrit peut s'appliquer aussi bien à une fleur hermaphrodite de la base de l'épi qu'à une fleur femelle du sommet, à la différence près que, dans les fleurs femelles proprement dites, aucune étamine n'est formée. La figure de la planche XII, F représente une fleur hermaphrodite, bien que les étamines n'apparaissent pas dans le plan de la coupe. On reconnaît nettement l'ovule d'un des carpelles. Une fleur femelle observée dans le haut de la même inflorescence en est, précisément, à ce stade de développement et les ovules y sont identiques.

Cette spécialisation, qui fait que seules les fleurs femelles seront fécondées, ne doit apparaître que plus tard.

Les études entreprises sur la Pimprenelle ayant pour but essentiel une comparaison avec l'Aigremoine, en ce qui concerne l'ontogénèse de l'épi et la périgynie de la fleur, n'ont pas comporté de fixations d'échantillons à un stade plus avancé que celui de la planche XI, B. Nous ne connaissons pas la suite du développement de l'ovule qui, peut-être, dans ces fleurs hermaphrodites non fécondables, peut donner l'explication du phénomène en ne montrant pas la différenciation d'une macrospore.

Résumé des observations faites sur le *Poterium sanguisorba*

— 1) Le *Poterium sanguisorba* possède un rhizome à croissance sympodiale.

— 2) La phase végétative comprend une phase en « rosette partielle » et une « phase d'élongation ». Le point végétatif est décrit avec une zone apicale axiale, un méristème médullaire et un anneau initial. La phyllotaxie montre deux hélices foliaires.

— 3) L'inflorescence, avec trois ou cinq hélices, est un épi contracté, sans fleur terminale. Cet épi est au sommet d'une longue hampe florifère. Les fleurs sont hermaphrodites et stériles à la base de l'épi et elles sont femelles et fertiles au sommet.

— 4) Dans l'inflorescence, l'anneau initial continue d'être le méristème organogène qui fournit les bractées et leurs bourgeons floraux (où l'on note l'absence de zone en coquille). Il se régénère par des mitoses anticlines assurant la croissance verticale de l'apex, mais au fur et à mesure que l'inflorescence vieillit, l'intensité de sa régénération s'abaisse et enfin l'apex cesse d'être organogène par défaut de régénération de l'anneau itial. Le méristème apical se parenchymatise sans donner de fleur terminale.

— 5) La fleur périgyne de la Pimprenelle, qu'elle soit hermaphrodite ou femelle, suit les mêmes processus ontogéniques. La coupe réceptaculaire est creusée, secondairement, après que toutes les pièces soient ébauchées, par l'installation d'un méristème intercalaire.

CHAPITRE II

LE *GEUM URBANUM* L.

Le *Geum urbanum* L., plante hémicryptophyte, possède un *rhizome plagiotrope à croissance monopodiale* (Raunkiaer, 1934 ; Rauh et Reznik, 1951).

A la fin de la mauvaise saison, l'extrémité du rhizome se redresse vers la surface du sol et des feuilles, disposées en rosette, apparaissent. Les bourgeons axillaires de ces feuilles se développent rapidement et donnent les pousses aériennes florifères, durant le printemps et le début de l'été. Ensuite la rosette de feuilles se dessèche et meurt.

Ainsi le rhizome peut être considéré comme l'axe principal de la plante ; il garde toujours un fonctionnement végétatif. Les pousses aériennes florifères sont alors des rameaux de premier ordre. Le développement annuel de la Benoîte, qui se fait ainsi en deux temps, est essentiellement différent de celui rencontré chez l'Aigremoine et la Pimprenelle. Chez ces plantes, le rhizome, formé par la base des pousses aériennes, possède une croissance sympodiale et la « rosette partielle » qui apparaît à la fin de la mauvaise saison est constituée par les premiers stades de la phase végétative des pousses aériennes elles-mêmes.

Chouard et ses élèves (1960), par des expériences de vernalisation, sont arrivés à modifier complètement le mode de développement du *Geum urbanum*. Ils parviennent à obtenir la transformation du point végétatif du rhizome en un méristème inflorescentiel. Ainsi, une inflorescence termine l'axe principal et la plante, après avoir fleuri, meurt et disparaît dans sa totalité.

I. — LA ROSETTE DE FEUILLES. POINT VEGETATIF DU RHIZOME

Les feuilles, séparées par de courts entre-nœuds, sont *pennées*. Elles portent, à la base, des stipules peu développées. Au printemps, il y a de sept à neuf folioles développées, mais ce nombre diminue pour les feuilles formées en été. *La disposition foliaire est alterne* ; elle appartient à la série principale avec une divergence de 2/5. L'observation de coupes tranversales au niveau du méristème montre qu'une contiguïté apparaît, à l'initia-

tion, entre les feuilles numérotées de deux en deux. *Le mode de contiguïté indique la présence de deux centres générateurs distribuant les feuilles sur deux hélices foliaires.*

Le méristème apical du rhizome a été observé au printemps, au moment où l'organogénèse foliaire se produit. Il est certain que la description que nous allons donner est incomplète : elle correspond à la période active. Nous ignorons si, durant l'hiver, la structure est différente et si des modifications précèdent et suivent la phase étudiée.

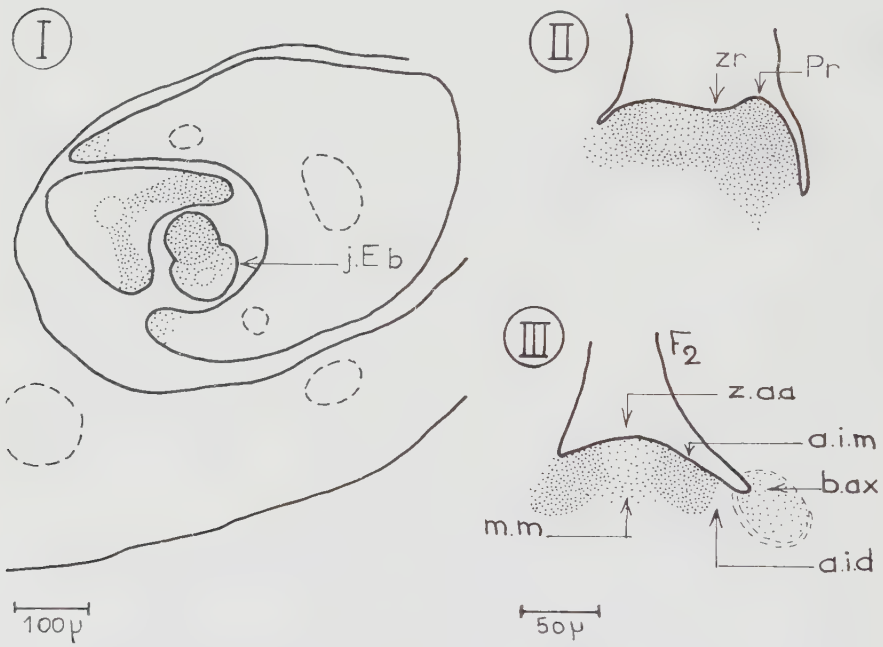


Fig. 73. — Point végétatif du rhizome du *Geum urbanum* L.

I. — *Coupe transversale.* La feuille la plus récente est une jeune ébauche (j. Eb.).

II et III. — *Coupes longitudinales.* — II, apex montrant la zone de régénération (z. r.) de l'anneau initial à l'aisselle d'un primordium (Pr.). — III, dessin, explicatif de la photographie, planche XIII A, montrant l'anneau initial régénéré avec la partie supérieure méristématique (a. i. m.) et la partie inférieure différenciée (a. i. d.). Le bourgeon axillaire (b. ax.), cerné par une zone en coquille, est visible à l'aisselle de la seconde feuille (F_2).

(m. m., méristème médullaire ; z. a. a., zone apicale axiale).

En avril et mai, *la structure et la zonation du point végétatif sont particulièrement évidentes chez cette plante* (Pl. XIII, A et fig. 73, III). L'anneau initial est très chromophile ; la zone apicale présente des vacuoles bien développées qui la font paraître claire ; le méristème médullaire est

formé de cellules plates, régulièrement disposées en file. La moelle s'élargit de façon considérable très près du sommet, et la hauteur des entre-nœuds est presque nulle.

Les relevés de mitoses n'ont montré aucune division dans la zone apicale axiale. Le fonctionnement de l'anneau initial est le même que chez l'Aigremoine. Les initiums foliaires débutent par des cloisonnements périclines sous-épidermiques ; à l'aisselle du jeune primordium (fig. 73, II), des cellules, non utilisées pour la surrection de celui-ci, se divisent activement dans le sens anticline pour assurer la régénération et provoquer la croissance verticale du méristème. A la fin de la restauration (fig. 73, III), la partie supérieure de l'anneau initial est seule méristématique, la base est déjà différenciée. C'est à ce moment qu'à l'aisselle de l'ébauche foliaire sous-jacente, le bourgeon axillaire est individualisé.

Il est à remarquer que les plastochrones sont plus longs que chez l'Aigremoine. C'est ainsi que, sur une coupe transversale (fig. 73, I), la feuille la plus récente est une jeune ébauche, alors que chez l'Aigremoine, à un stade équivalent, le point végétatif possède, en plus, un primordium (fig. 45, I).

Ainsi, chez le *Geum*, un bourgeon axillaire est individualisé à la base de l'anneau initial entièrement régénéré ; il est à l'aisselle de la seconde feuille formée par le point végétatif (et non à l'aisselle de la troisième, comme chez l'Aigremoine).

II. — LES POUSSES AERIENNES FLORIFERES

A. — **Description morphologique**

1°) La pousse aérienne

Une pousse aérienne florifère porte sept ou huit feuilles espacées et se termine par une fleur.

Les feuilles sont différentes de celles qui constituent la rosette. *Elles sont trifoliolées et possèdent deux larges stipules chlorophylliennes.*

En règle générale, les premières pousses apparues en avril et mai sont plus simples que celles qui se développent plus tard, en juillet et août. Cette observation peut être rapprochée des travaux cités par Chouard (1960), qui signalent que l'action des températures chaudes accentuent les ramifications secondaires chez cette plante.

Les pousses du début du printemps montrent une inflorescence simple

Fig. 74. — Système inflorescentiel chez le *Geum urbanum* L.

I. — *Pousse de printemps.* Elle porte 7 feuilles, de F_1 à F_7. Au sommet, une fleur termine ce rameau d'ordre I, et, à l'aisselle des feuilles supérieures, s'épanouissent des fleurs à l'extrémité de rameaux d'ordre II.

II. — *Pousse d'été.* Le rameau porte encore 7 feuilles et il se termine par une fleur. A l'aisselle des feuilles F_6 et F_7, les rameaux d'ordre II ont une fleur terminale précoce et des ramifications d'ordre III et d'ordre IV apparaissent. Chacune a une fleur terminale précoce. A l'aisselle des feuilles F_3, F_4 et F_5, se développent des rameaux d'ordre II ayant l'aspect d'une grappe terminée. A l'aisselle de F_2, le bourgeon reste dormant et F_1 est stérile.

qui a l'aspect, selon L. et A. Bravais (1837 b) d'une *cyme binodale* (1). Elle est composée d'une fleur terminale et de deux fleurs latérales nées à l'aisselle des deux dernières feuilles d'âges différents (fig. 74, I). Sur le long pédoncule des fleurs latérales, deux bractées, réduites à une lame unique et deux stipules, possèdent des bourgeons axillaires qui ne se développent pas. Les bourgeons de la pousse restent, eux aussi, dormants.

Les pousses d'été (fig. 74, II) portent un système inflorescentiel rendu plus complexe par le développement des bourgeons axillaires. Mais le nombre de feuilles insérées sur l'axe reste le même. A l'aisselle de la dernière feuille de la pousse, F_7, il n'y a pas seulement une fleur, mais une inflorescence, qui, d'après L. et A. Bravais, est aussi une cyme binodale par le développement des bourgeons d'ordre III. A l'aisselle de l'avant-dernière feuille, F_6, c'est une cyme de cymes, par le développement des bourgeons d'ordre III et d'ordre IV. A l'aisselle des feuilles F_5, F_4 et F_3, ce ne sont plus des cymes qui se forment, mais des *grappes terminées*. En effet, les rameaux d'ordre II qui apparaissent ici portent des bractées qui axillent une fleur à deux bractéoles et, au sommet, apparaît une fleur terminale. Seule la fleur terminale s'épanouit ; les fleurs latérales, le plus souvent, sont entièrement constituées, mais n'achèvent pas leur croissance. Ces inflorescences latérales sont du même type que l'inflorescence terminale de l'Aigremoine.

A l'aisselle de la feuille F_2, le bourgeon axillaire, formé, ne se développe généralement pas et la feuille F_1 est stérile.

En *conclusion,* les pousses aériennes de la Benoîte permettent donc d'étudier, sur l'axe d'ordre I, le passage d'une phase végétative à une phase purement florale. D'autre part, l'ontogénèse des rameaux d'ordre II à l'aisselle des feuilles F_3, F_4 et F_5, qui sont des grappes terminées, peut être comparée avec les observations faites sur l'Aigremoine.

2°) La fleur

La fleur du Geum est hypogyne, l'ovaire est supère.

Le calice est formé de *cinq sépales* verts. Baillon (1867-1869) parle de calice valvaire, mais bien que les sépales soient contigus lorsque la fleur est en bouton, ils ne naissent pas simultanément en verticille, mais, au contraire, successivement, dans un *ordre quinconcial* (Payer, 1857).

Le calice est doublé, à l'extérieur, d'un *calicule* composé de cinq pièces vertes. Les sépalules naissent tous en même temps, après les sépales et même après les pétales auxquels ils sont superposés. Ces pièces, ajoutées

(1) Selon L. et A. Bravais, une cyme est binodale, lorsque le « pédoncule » (axe complet terminé par une fleur) porte deux nœuds.

secondairement (comme les aiguillons chez *Agrimonia*), ne peuvent pas être considérées dans un tracé phyllotaxique.

La corolle est composée de *cinq pétales* jaunes de même âge.

Les étamines sont nombreuses (plus de 20). Elles sont insérées sur une sorte de lame réceptaculaire qui s'est légèrement accrue latéralement.

Les carpelles nombreux sont libres et disposés sur un renflement axial du réceptacle. Ils naissent dans un ordre acropète.

B. — **Phyllotaxie**

Alors que les feuilles du rhizome sont alternes, les feuilles des pousses aériennes sont distiques. En réalité, il s'agit plutôt d'une « spirodistichie » (Haccius, 1950 ; Phelouzat, 1955), car les deux orthostiques ne sont pas rigoureusement verticales, mais très légèrement obliques par rapport à l'axe général. Ceci est visible sur des coupes transversales pratiquées dans la pousse à l'état de bourgeon.

Sur un relevé phyllotaxique (fig. 75, I), on peut tracer une ou deux hélices foliaires selon que l'on considère la « contiguïté par léger chevauchement » de deux feuilles successives, ou la « superposition » des feuilles comptées de deux en deux.

Au niveau du point végétatif, il n'y a de continuité méristématique qu'entre les feuilles de numéros pairs d'une part, et celles de numéros impairs d'autre part. Ainsi, c'est le choix de deux hélices foliaires qui doit être retenu. Les hélices se poursuivent jusqu'au sommet de la pousse.

Si l'on examine les sépales de la fleur terminale, on constate qu'ils s'inscrivent parfaitement, à la suite des deux dernières feuilles, sur les deux hélices foliaires. Cependant il se produit une diminution de l'angle de divergence, car les pièces du calice sont en quinconce.

Le premier sépale respecte encore la distichie ; il est presque superposé à l'avant-dernière feuille (fig. 75, II). Le second sépale naît en contiguïté avec la dernière feuille, mais il n'est pas superposé à elle, car l'angle de divergence entre les deux sépales est devenu inférieur à 180°. Le troisième sépale est en contiguïté avec le premier (fig. III). Enfin les quatrième et cinquième sépales sont en contiguïté, l'un avec le second, l'autre avec le troisième sépale (fig. IV). Ainsi, *l'ontogénèse montre bien que les deux hélices foliaires se poursuivent au niveau du calice, en maintenant une contiguïté entre les pièces successives. Mais, à partir du second sépale, la contiguïté diminue de valeur : d'une superposition, elle passe à un léger chevauchement.*

Il est intéressant de signaler que la diminution de l'angle de diver-

gence peut intervenir, avant le calice, au niveau de la dernière feuille. Ce cas est rare.

Dans les fleurs latérales (fleurs à l'aisselle des deux dernières feuilles), la disposition des pièces est identique à celle de l'Aigremoine (fig. V). Les deux bractées sont rapprochées du côté de l'axe de la pousse. Le premier sépale apparaît dans le plus grand espace, en contiguïté avec la bractée la plus ancienne. Le second sépale est en contiguïté avec la bractée la plus jeune. Ainsi, deux hélices prennent leur départ au niveau des bractées et englobent ensuite successivement les sépales de cette fleur.

Quant aux *rameaux d'ordre II* qui sont des grappes terminées à l'aisselle des feuilles F_3, F_4 et F_5, *ils présentent une disposition distique* avec les mêmes caractères que ceux de la pousse principale.

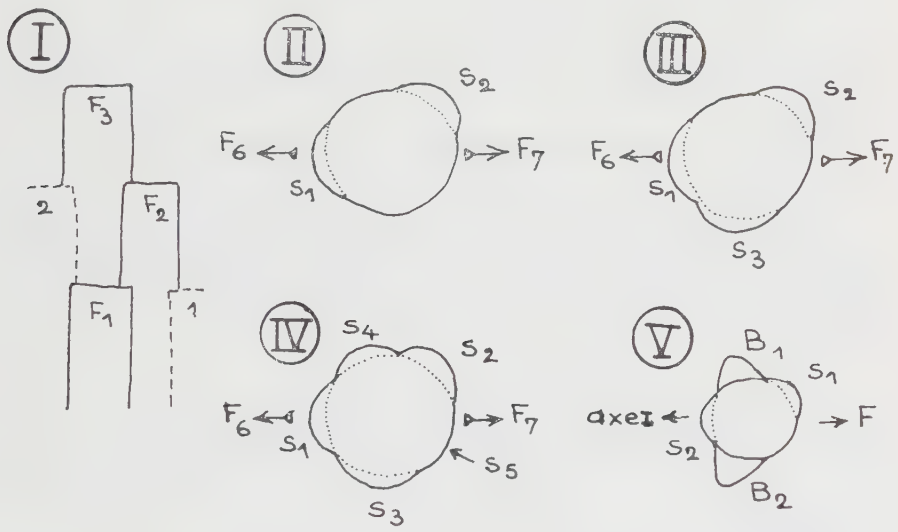


Fig. 75. — Phyllotaxie chez le *Geum urbanum* L.

I. — La disposition des feuilles de la pousse aérienne (rameau d'ordre I) est distique.

II, III et IV. — Naissances successives des sépales de la fleur terminale. Le premier sépale (S_1) est superposé à l'avant-dernière feuille F_6, mais le second est décalé par rapport à la dernière feuille F_7. Les deux hélices de la phase végétative peuvent se poursuivre ainsi, au niveau du calice : F_6, S_1, S_3, S_5 et F_7 S_2, S_4.

V. — Fleur latérale à l'aisselle de F_6 ou F_7. Deux hélices s'amorcent ainsi : B_1, S_1 et B_2, S_2.

(B., bractée ; S., sépale).

C. — Ontogénèse de la pousse aérienne : rameaux d'ordre I

1°) Observations sur coupes transversales (sans figure)

Un bourgeon mesurant à peine 5 mm de hauteur, dont les deux premières feuilles cachent le méristème apical, a déjà commencé l'élaboration de la fleur terminale. A ce moment, l'ontogénèse du rameau d'ordre I est terminée et les méristèmes axillaires commencent seulement à se développer.

A l'aisselle de la première feuille, F_1, aucune formation méristématique n'apparaît. F_1 est stérile.

A l'aisselle de F_2, une masse assez volumineuse, entièrement méristématique, ne présente encore aucune formation foliaire.

A l'aisselle de F_3, F_4 et de F_5, on retrouve le même méristème axillaire, mais il est de plus en plus petit.

Enfin, brusquement, à l'aisselle de F_6, le bourgeon devient très important, et il a entamé son organogénèse par la formation de deux primordiums de bractées.

A l'aisselle de F_7, le même bourgeon apparaît, mais il est un peu moins important.

Ainsi, *sur la pousse aérienne, au niveau de l'avant-dernière feuille, c'est une phase inflorescentielle qui prend place par une accélération de l'activité des méristèmes axillaires.* Nous verrons plus loin que cet ensemble peut être considéré comme le « système primaire » de l'appareil florifère.

Ce sont les coupes transversales qui ont montré la spirodistichie. Le décalage latéral de deux feuilles d'une même hélice reste assez faible, mais il est suffisant pour expliquer que, sur des échantillons orientés selon les axes des feuilles par exemple, les coupes longitudinales, axiales pour l'apex, ne montrent pas les faisceaux médians de toutes les feuilles paires et impaires.

2°) Observations des coupes longitudinales aux différents stades de l'ontogénèse

a. — Lorsque le bourgeon est jeune et qu'il initie ses premières feuilles, une coupe effectuée dans le plan des axes foliaires (Pl. XIV, A) permet de retrouver dans le méristème les caractères d'un point végétatif. *L'anneau initial* chromophile est représenté par des cellules régulièrement anticlines dans sa phase de régénération, et différencié à sa base lorsque

celle-ci est terminée. L'initiation foliaire s'y produit par des cloisonnements périclines sous-épidermiques et plus profonds. La *zone apicale axiale* apparaît claire parce que ses cellules sont très vacuolisées. Cette vacuolisation importante des cellules de la zone apicale axiale est un caractère des méristèmes apicaux chez la Benoîte ; elle a déjà été remarquée pour le rhizome. Le *méristème médullaire* est assez coloré.

Des coupes effectuées dans un plan perpendiculaire à celui des axes foliaires, c'est-à-dire dans le plan des stipules, montrent un aspect différent du point végétatif (fig. B). La *zone apicale axiale* y est toujours claire et vacuolisée ; au-dessous d'elle, une *zone méristématique en forme de coupe,* composée de cellules plates régulièrement rangées, représente, sur les bords, l'*anneau initial* et, au centre, le *méristème médullaire,* sans qu'une délimitation nette puisse être faite de ces deux territoires.

L'élaboration des stipules débute par des cloisonnements périclines sous-épidermiques. La croissance en hauteur du méristème apical est assurée par des cloisonnements anticlines réguliers.

Ainsi, il ressort de cette première observation que, *dans le plan des axes foliaires, c'est-à-dire dans le plan où se situe l'action des centres générateurs, on retrouve la structure et le fonctionnement du point végétatif communément décrit. Dans un plan perpendiculaire, qui est celui des stipules, là où n'interviennent jamais directement les centres générateurs, l'ordonnance régulière des cellules indique un rôle passif tant sur les flancs qu'au centre du méristème.* L'activité mitotique suit les impulsions données par les initiations foliaires successives. L'arrangement des cellules n'est rompu que par la surrection des stipules, phénomène qui poursuit l'initiation de la feuille et qui se fait par des cloisonnements peu nombreux dans la seconde assise.

b. — Lorsque le méristème met en place les dernières feuilles, les caractères précédemment décrits s'accentuent.

c. — Enfin l'initiation du premier sépale (Pl. XV, A) se situe juste au-dessus de l'avant-dernière feuille, F_6. L'apex, par sa zonation, montre toujours le caractère inactif de la zone apicale axiale. L'anneau initial qui s'était régénéré est alors utilisé pour la surrection du calice de la fleur terminale. La structure du méristème reste identique à celle décrite précédemment, et ceci est une confirmation de la persistance de l'anneau initial jusqu'à la formation des sépales.

En conclusion, les phénomènes suivants ont été observés :

— *utilisation de l'anneau initial* pour l'initiation foliaire proprement dite (dans l'axe des feuilles) ;

— *régénération de l'anneau initial* par des mitoses anticlines à l'aisselle du jeune primordium, assurant la croissance en hauteur du méristème apical ;

— *différenciation progressive* qui s'établit à la base de l'anneau initial lorsqu'il est entièrement restauré, alors que se maintient dans la partie supérieure un état méristématique nécessaire à l'initiation foliaire suivante.

Tous ces faits se retrouvent avec autant de netteté que si la pousse aérienne était une pousse végétative.

Aucune modification dans le fonctionnement n'annonce la fleur terminale, exactement comme pour la fleur terminant la grappe de l'Aigremoine.

L'entrée en activité du « méristème d'attente » ne se fait que tardivement. La partie apicale axiale vacuolisée ne devient organogène qu'à l'initiation des organes reproducteurs.

L'élargissement du sommet qui constitue le réceptacle de la fleur se fait peu à peu par mitoses anticlines régulières, dès le début de l'élaboration des sépales. Après la surrection des sépales, il n'y a pas de régénération par croissance verticale ; l'apex reste plat (Pl. XV, B).

Les premiers stades du développement de la fleur terminale, jusqu'à la naissance des étamines, sont absolument semblables chez la Benoîte et chez l'Aigremoine. Ce n'est que *secondairement,* par des phénomènes de croissance, indépendants de l'organogénèse, que leurs fleurs deviennent *hypogynes* ou *périgynes.*

D. — Ontogénèse des rameaux d'ordre II

Les rameaux d'ordre II ont, nous l'avons dit, une disposition phyllotaxique distique comme celle des rameaux d'ordre I, que ceux-ci forment deux ou plusieurs bractées.

1°) Rameaux d'ordre II a l'aisselle des deux dernières feuilles de la pousse aérienne

Ces rameaux donnent seulement une fleur précédée de deux bractées fertiles. *La phase végétative qu'ils traversent est donc réduite et fournit deux bractées seulement.*

Très tôt, dès que le méristème est saillant (Pl. XV, A, bg. fl., bourgeon floral à l'aisselle de F_6 ; et Pl. XV, B, bg. fl., bourgeon floral à l'aisselle

de F_7), un anneau initial est nettement visible et la zone apicale axiale est rapidement vacuolisée.

Ainsi, *pour former deux bractées et une fleur terminale, le méristème a l'aspect d'un point végétatif.*

2°) Rameaux d'ordre II

A l'aisselle des autres feuilles de la pousse aérienne

Ces rameaux forment des grappes terminées.

Au début de leur organogénèse, les bourgeons d'ordre II ont le même aspect que les bourgeons d'ordre I. Des coupes longitudinales effectuées dans le plan des axes foliaires permettent de retrouver la structure d'un point végétatif et le fonctionnement caractéristique de l'anneau initial. Des coupes longitudinales effectuées dans un plan perpendiculaire à celui-ci montrent la zone apicale axiale claire et la région plus méristématique en forme de coupe qui inclut l'anneau initial et le méristème médullaire.

Plus tard, la structure du méristème (Pl. XIII, B), avec un anneau initial observé aux différents stades de son fonctionnement, une zone apicale axiale un peu plus claire et sans mitoses, et un méristème médullaire situé assez haut, *rappelle celle de l'apex inflorescentiel chez l'Aigremoine.* A l'aisselle des primordiums bractéaux, on reconnaît très vite les méristèmes axillaires floraux, cernés par une « zone en coquille » nette qui entame profondément les tissus avoisinants.

Résumé des observations faites sur le *Geum urbanum* L.

1) Le *Geum urbanum* possède un rhizome dont la croissance est monopodiale. Les pousses aériennes qui se développent sont des rameaux de premier ordre.

2) La disposition distique des feuilles de la pousse aérienne est en rapport direct avec une structure particulière du point végétatif.

3) Au sommet de la pousse aérienne, l'élaboration de la fleur terminale n'est précédée d'aucune transformation dans le méristème. Le premier sépale naît au-dessus de l'avant-dernière feuille, là où naîtrait la feuille suivante si le fonctionnement demeurait végétatif. Il se forme à partir des cellules de régénération de l'anneau initial, reconstitué au-dessus de cette feuille. Ensuite la disposition quinconciale des pièces du calice implique une rotation du lieu de fonctionnement des centres générateurs, mais

la « contiguïté » permet de poursuivre le tracé des deux hélices foliaires.

Le méristème garde la structure d'un point végétatif jusqu'à la formation des sépales.

4) Les bourgeons axillaires des feuilles de la pousse aérienne se développent en rameaux de second ordre.

Le méristème, qui doit fournir deux bractées seulement et une fleur, possède un anneau initial très net.

Le méristème, qui doit fournir une grappe de fleurs, présente la structure et le fonctionnement du méristème inflorescentiel de l'Aigremoine, avec un anneau initial organogène.

5) La fleur hypogyne de la Benoîte se développe, au début de sa croissance, comme la fleur périgyne de l'Aigremoine.

Discussion sur la nature de l'inflorescence du *Geum urbanum* L.

L'inflorescence, chez cette plante, paraît assez difficile à définir.

L. et A. Bravais, en 1837, parlent de « cymes binodales, le plus souvent bipares, devant sans doute se rapporter à l'ordre descendant direct ».

Plus tard, en 1857, Payer pense qu'il s'agit d'une « cyme unipare où chaque fleur est accompagnée de une ou deux bractées secondaires qui sont d'âge différent ».

Enfin, en 1951, Rauh et Reznik décrivent ainsi le développement de la pousse aérienne : « Après une courte phase végétative, le bourgeon entre en phase inflorescentielle et se termine par une fleur terminale. A l'aisselle des feuilles les plus hautes de la pousse, prend naissance soit une fleur, soit une inflorescence pauciflore de type grappe-panicule. »

Cette dernière opinion paraît être celle qui correspond le mieux à la réalité. Mais les pousses d'été sont encore plus complexes et, après les travaux de Bersillon, en particulier sur l'Ancolie (1958), on peut être amené à considérer que l'ensemble du système floral de la Benoîte peut se décomposer en un « système primaire » et un « système secondaire ».

Le « système primaire », caractérisé par la formation et l'épanouissement des fleurs suivant le même ordre que la poussée de bractées axillantes, serait représenté chez le *Geum* par l'extrémité de la pousse aérienne :

— inflorescence axillaire de la feuille F_6 ;

— inflorescence axillaire de la feuille F_7.

Ces deux rameaux sont d'âge différent. La fleur terminale du plus ancien (axillaire de F_6) se forme et s'épanouit avant celle qui termine le plus récent (axillaire de F_7). Le « système primaire », après ces deux forma-

tions axillaires, comprend la fleur terminale de la pousse aérienne. Cette fleur commence à former ses pièces après la mise en place des bourgeons des feuilles F_6 et F_7 (Pl. XV, A et B), mais elle est la première de toutes les fleurs à s'épanouir.

Le « système secondaire », se développant après la poussée des feuilles, serait représenté par les « grappes terminées » situées à l'aisselle des feuilles F_3, F_4 et F_5 de la pousse.

Les deux systèmes floraux sont d'apparence très différente.

Le « système floral secondaire » est constitué de rameaux d'ordre II qui sont, sans conteste, des « grappes terminées », puisque, sur un axe, des bractées échelonnées axillent des fleurs qui se développent dans un sens acropète. La fleur terminale de ces rameaux clôt le fonctionnement inflorescentiel. C'est le type d'inflorescence représenté chez l'Aigremoine et nous avons vu que l'ontogénie se fait par des processus identiques.

Le « système floral primaire » est plus difficile à définir. Il est constitué d'une inflorescence composée. L'inflorescence axillaire de F_6 montre un degré de ramification plus élevé que l'inflorescence de F_7. Cependant le système fondamental est toujours le même : une fleur terminale, épanouie en premier, est précédée de deux formations végétatives (foliaire ou bractéale) fertiles, d'âge différent. Le rameau inflorescentiel qui se développe à l'aisselle de la formation la plus ancienne, est toujours plus avancé que celui qui se développe à l'aisselle de la formation la plus récente.

Est-ce une « cyme bipare avec deux bractées sous-florales non opposées », ou « une grappe pauciflore à fleur terminale précoce, dont la production végétative serait réduite à deux bractées » ? Ce cas semble à la limite entre les deux types d'inflorescences fondamentaux.

L'examen morphologique de l'ensemble de la pousse d'été conduirait plutôt à adopter le type « grappe ». En effet, la présence d'inflorescences latérales en « grappes terminées », à l'aisselle des feuilles inférieures, permet de supposer que les deux inflorescences latérales qui se trouvent au sommet sont, elles aussi, des « grappes terminées ». Les rameaux portent un nombre de fleurs axillaires qui est de moins en moins grand lorsqu'on examine la pousse de bas en haut. Il y a 7, 6, 5 fleurs axillaires, puis 2 seulement pour les inflorescences latérales supérieures.

De plus, les études ontogéniques permettent de confirmer ce choix. En effet, le méristème apical de la pousse aérienne ne subit aucune transformation lorsqu'il met en place les deux dernières feuilles F_6 et F_7 et lorsqu'il initie les sépales de la fleur terminale. Ce *comportement est identique à celui de l'Aigremoine lorsque la grappe forme sa fleur terminale.* D'autre part, le méristème axillaire des feuilles F_6 et F_7 qui va donner l'inflorescence d'ordre II présente tous les caractères d'un point végétatif, dès qu'il est devenu un méristème saillant, alors que, dans les vraies cymes,

tout au moins dans les cymes unipares (Favard, 1960 a et b ; Bonnand, 1961), le méristème inflorescentiel initie *simultanément* la fleur terminale, la bractée et son bourgeon axillaire.

En conclusion, chez la Benoîte, si l'on considère, d'une part, la structure des méristèmes et leur fonctionnement et, d'autre part, l'ensemble du système floral des pousses les plus complexes, on peut décrire ainsi le mode de floraison :

La pousse aérienne, après une phase végétative de sept à huit feuilles, se termine par une fleur ; à l'aisselle des deux dernières feuilles, se développe une fleur chez les pousses de printemps, une grappe avec fleur terminale précoce, ramifiée en panicule, chez les pousses d'été. Chez ces dernières, à l'aisselle des autres feuilles, se développe une grappe terminée portant de 5 à 7 fleurs. Par cette description, nous rejoignons l'opinion de Rauh et Reznik.

PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS

Trois espèces de Rosacées ont été étudiées :

— L'*Agrimonia eupatoria* L. possède un rhizome sympodial. Chaque année, une ou deux pousses aériennes se développent. Elles traversent une phase végétative en rosette et une phase végétative d'élongation avant de former une inflorescence de type « grappe spiciforme terminée ». La fleur est périgyne.

— Le *Poterium sanguisorba* L. possède, aussi, un rhizome sympodial. Plusieurs pousses aériennes, annuelles, forment, après une phase végétative en rosette et une phase végétative d'élongation, une inflorescence qui est un « épi contracté, sans fleur terminale ». Les fleurs ♀ et ⚥ sont périgynes.

— Le *Geum urbanum* L. diffère par certains caractères. Le rhizome a une croissance monopodiale et les pousses aériennes sont des rameaux d'ordre I. La phase végétative, réduite, ne comporte pas les deux stades distingués sur les deux autres espèces. Elle se termine brusquement par l'apparition d'une fleur. Chez cette plante, les inflorescences sont des axes d'ordre II, représentés par des « grappes à fleur terminale plus ou moins précoce ». La fleur est hypogyne.

Les observations d'ordre morphologique, phyllotaxique et ontogénique conduisent à l'énoncé des considérations générales suivantes.

Morphologie

— Le *développement hétéroblastique,* au cours d'une première étape dans le bourgeon souterrain et dans les premiers stades de la germination, se traduit par une « complication progressive » de l'organe foliaire jusqu'à la réalisation de la forme caractéristique de l'espèce. Dans une deuxième étape, qui débute avant le phénomène de floraison sur la pousse aérienne, se réalise une « réduction et une simplification progressive » de la feuille.

— Les *bourgeons axillaires* de la pousse aérienne, chez l'Aigremoine et la Pimprenelle, peuvent se développer en rameaux végétatifs lorsqu'ils sont situés à la base, en rameaux végétatifs puis inflorescentiels dans une région moyenne, et en rameaux directement inflorescentiels lorsqu'ils sont

insérés au voisinage de l'inflorescence terminale. Les inflorescences latérales sont du même type que l'inflorescence terminale. Chez la Benoîte, les rameaux de la pousse aérienne sont uniquement inflorescentiels.

Phyllotaxie

— La phyllotaxie, alterne sur les pousses d'Aigremoine et de Pimprenelle, montre des variations qui restent inscrites à l'intérieur d'une même série. L'augmentation du nombre de contacts parastiques qui caractérise le passage à l'inflorescence et la diminution qui se manifeste, chez l'Aigremoine seulement, à la fin de l'inflorescence, se fait de façon progressive. Les variations correspondent à une modification du nombre des centres générateurs et, obligatoirement, du nombre des hélices foliaires. Nous avons essayé de montrer que l'augmentation et la diminution du nombre des centres générateurs peut apparaître, chez des pousses normales, sans réaction morphologique soudaine. Ces phénomènes sont liés à une organogénèse accrue dans un sens et atténuée dans l'autre sens, en relation avec un méristème large ou un méristème étroit. L'anneau initial, par une dilatation progressive, permet l'action d'un centre générateur supplémentaire et, à l'inverse, son diamètre devenant plus étroit, provoque la disparition de l'un d'entre eux.

Chez la Benoîte, une spirodistichie régulière se maintient de la base de la pousse jusqu'au premier sépale de la fleur terminale. Le rhizome, par contre, montre une disposition alterne. Les modes phyllotaxiques présentés par cette plante se résolvent en deux hélices foliaires.

— Dans les fleurs terminales ou latérales, les hélices foliaires se poursuivent régulièrement au niveau des pièces du calice et s'y arrêtent.

— Les anomalies, présentées par certaines inflorescences d'Aigremoine, ont montré qu'une augmentation excessive du nombre des hélices foliaires caractérise les fasciations rubanées. Ces augmentations se font, à chaque fois, par l'addition d'un nouveau centre générateur qui manifeste son apparition par la présence d'une bractée-double. Les dissociations, par la formation d'axes indépendants porteurs d'un nombre moindre d'hélices foliaires, sont des essais de régularisation du fonctionnement d'un méristème apical normalement dilaté. Des hypoclades ont été rencontrés à titre exceptionnel chez l'Aigremoine ; ils sont créés par l'intervention d'un méristème intercalaire.

— Les anomalies phyllotaxiques du calice des fleurs peuvent toujours se résoudre en hélices foliaires. Elles correspondent à une méïomérie pour les fleurs terminales et une pléïomérie pour les fleurs latérales. Les

fleurs latérales anormales sont situées à l'aisselle d'une bractée-double ; le méristème axillaire, élargi, peut, lorsqu'il atteint des proportions suffisantes, se dissocier et réaliser deux fleurs normales.

— La théorie des hélices foliaires multiples et celle des centres générateurs permettant d'analyser les différentes dispositions observées, qu'elles soient normales ou anormales, correspondent à une réalité phyllotaxique. La théorie de la spirale génératrice doit être abandonnée.

Ontogénie

— Les apex comportent trois territoires : l'anneau initial, la zone apicale axiale et le méristème médullaire.

La zone apicale axiale joue un rôle passif durant toute l'ontogénèse de la pousse aérienne florifère. Elle est le « méristème d'attente » qui donnera naissance aux étamines et aux carpelles d'une fleur.

Le méristème médullaire fournit les tissus de la moelle.

L'anneau initial est un méristème organogène. Il a été observé, dans son fonctionnement, lors de l'élaboration des différentes sortes d'organes foliaires : écailles, feuilles, bractées, bractéoles, sépales et même pétales des fleurs terminales et latérales.

— L'anneau initial est le lieu d'action des centres générateurs.

— Le fonctionnement de l'anneau initial, dans l'ontogénèse d'une pousse, peut être défini de la façon suivante :

Des mitoses périclines dans l'assise sous-épidermique et les assises plus profondes, créent un initium foliaire (ou celui d'un élément de type foliaire) qui, ensuite, se développe en un organe indépendant. A l'aisselle de cet organe (à des moments différents selon qu'il s'agit d'une feuille ou d'une bractée), des mitoses anticlines assurent la régénération de l'anneau initial et provoquent la croissance verticale du méristème. Lorsque la régénération est terminée, la région supérieure du flanc est plus méristématique que la région inférieure : la première donne la partie extracaulinaire d'une nouvelle feuille en subissant une dédifférenciation ; la seconde en fournit la partie caulinaire, en poursuivant son évolution vers la parenchymatisation.

— Pour une disposition foliaire distique, le point végétatif ne présente pas le même aspect suivant l'orientation du plan de coupe. Dans le plan des axes foliaires, là où se situe l'action des centres générateurs, la structure et le fonctionnement sont ceux que montre un point végétatif donnant un feuillage alterne. Dans le plan perpendiculaire, sous la zone apicale axiale claire, un méristème en forme de coupe inclut latérale-

ment l'anneau initial et au centre le méristème médullaire, sans limites évidentes. L'activité de l'anneau initial est, dans ce dernier cas, dominée par des cloisonnements anticlines qui assurent la croissance verticale du méristème ; ces cloisonnements réguliers sont interrompus, périodiquement, par les mitoses périclines de l'initiation des stipules, postérieurement à la mise en place de la région axiale de la feuille.

— La zonation dans un méristème ne peut être un critère suffisant pour décider des lieux d'activité maximum. Ainsi, dans le point végétatif de la Pimprenelle, elle est à peine évidente ; elle se voit mieux dans le point végétatif de l'Aigremoine, et, chez la Benoîte, elle est très nette, quel que soit le stade observé, par ce caractère, propre à l'espèce, qui est une vacuolisation très poussée des cellules de la zone apicale axiale.

Il a été montré qu'une absence de zonation n'indique pas, obligatoirement, une absence ou une disparition de l'anneau initial. Par exemple, au moment du passage à l'inflorescence chez l'Aigremoine, une activité mitotique apparaît dans la totalité de l'apex, y compris la zone apicale axiale ; la zonation s'atténue, mais, latéralement, les séquences du fonctionnement de l'anneau initial peuvent être retrouvées. La conséquence de cette activité mitotique est une augmentation de volume de l'apex.

Il est nécessaire de superposer les résultats qu'apportent plusieurs méthodes d'étude. En plus de la zonation qui permet de déterminer trois territoires, les relevés de mitoses localisent les régions de plus grande activité ; les caractères cytologiques, au niveau du chondriome, du vacuome et des noyaux, servent à évaluer l'état méristématique ; la coloration par le vert de méthyle-pyronine, suivie du test de Brachet, donne des indications sur la richesse en acides ribonucléoprotéiques. Enfin, il est indispensable d'observer le méristème dans les différentes phases qu'il présente, au cours de la croissance de l'organe qu'il vient de former, pour en connaître le fonctionnement.

— Des rythmes différents dans l'organogénèse se traduisent par une forme spéciale du cône apical. Un cône d'inflorescence est haut parce que la régénération de l'anneau initial est importante. Ce phénomène est en relation avec une organogénèse rapide.

— L'arrêt de l'ontogénèse, dans la pousse aérienne, peut se faire de manière différente. Chez l'Aigremoine, après un affaiblissement de l'activité de l'anneau initial, une fleur terminale clôt le fonctionnement apical. Chez la Pimprenelle, c'est par défaut de régénération de l'anneau initial que l'apex s'épuise et le reste du méristème se parenchymatise. Chez la Benoîte, une fleur terminale apparaît brusquement après une phase végétative de courte durée.

Nous attendions, chez la Benoîte, un « gonflement du méristème apical » lors de la naissance de cette fleur, comme il est décrit classique-

ment dans des cas analogues, et nous pensions en faire un parallélisme avec l'augmentation de volume qui est observé au moment du passage à l'inflorescence chez l'Aigremoine et la Pimprenelle ; mais ce phénomène ne s'est pas produit. Une généralisation tendant à exprimer que la mise à fleur entraîne nécessairement une dilatation du méristème (que cette mise à fleur produise une inflorescence ou une fleur solitaire) ne peut donc être faite.

— Pour les trois plantes étudiées, un bourgeon axillaire est visible à la base de l'anneau initial, lorsque celui-ci est entièrement régénéré. La présence d'une « zone en coquille », cernant les cellules du méristème, n'est pas obligatoire et il apparaît qu'elle n'est pas un caractère lié à l'espèce. En effet, chez la Pimprenelle, seuls les bourgeons végétatifs sont entourés par ces couches cellulaires aisément reconnaissables, tandis que l'îlot méristématique d'un bourgeon floral est directement en contact avec les tissus parenchymatisés avoisinants.

— Les pièces florales ne sont pas, comme l'admet la théorie classique, des « feuilles modifiées ». Par des observations anatomiques, phyllotaxiques et ontogéniques, il a été confirmé que les sépales, seuls, sont de nature foliaire. Ils sont, avec les pétales, les dernières productions de l'anneau initial qui, après leur érection, ne se régénère plus. La surface méristématique du bouton floral s'étend à l'aide de mitoses d'élargissement en même temps que s'élaborent les autres pièces florales : étamines et carpelles. Ces dernières formations utilisent progressivement, dans un sens acropète, le méristème ainsi créé qui a, comme origine, les cellules de la zone apicale axiale ou méristème d'attente.

Les fleurs périgynes de l'Aigremoine et de la Pimprenelle suivent le même mode de développement que les fleurs hypogynes de la Benoîte ; la périgynie est créée secondairement par l'intervention d'un méristème intercalaire. Les aiguillons de l'Aigremoine et le calicule de la Benoîte apparaissent postérieurement à la mise en place des pièces du calice. Ainsi, l'ontogénie montre que la hauteur du réceptacle, les aiguillons et le calicule ne peuvent être considérés comme une barrière morphologique empêchant de prolonger le tracé phyllotaxique au niveau du calice. Le premier sépale apparaît toujours là où se situerait la feuille suivante (ou la bractée suivante), si le fonctionnement végétatif (ou inflorescentiel) se poursuivait.

Les fleurs femelles et les fleurs hermaphrodites de la Pimprenelle naissent de manière identique, si ce n'est que, dans les premières, les étamines ne se forment pas.

— Les phénomènes de croissance dans les tissus sous-jacents du point végétatif ne sont pas toujours annoncés par des particularités au sein du méristème lui-même.

L'allongement de l'axe, à un moment donné, peut être traduit, dans le méristème médullaire, par des cellules d'emblée plus longues, mais ce phénomène n'est pas obligatoire. C'est ainsi que le méristème médullaire de la Pimprenelle dans sa phase végétative en rosette est identique à celui que possède le point végétatif de la phase d'élongation ; ce sont les processus de multiplications cellulaires qui dominent dans l'intervention qui conduit à des entre-nœuds plus hauts.

Les inflorescences de l'Aigremoine et de la Pimprenelle, d'aspect semblable durant toute leur ontogénèse, seront différentes à l'état adulte par un allongement progressif et également réparti dans l'axe de la première espèce et, au contraire, par l'apparition d'une croissance intercalaire intense à la limite inférieure de l'épi de la seconde espèce, éloignant considérablement la partie florale de la partie végétative.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLSOPP (A.). — 1954. Juvenile stage of plants and the nutritional status of the shoot apex. *Nature*, *173*, 1032-1035.

ASHBY (E.). — 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay of leaf shape. *New Phyt.*, *47*, 152-176.

ASKENASY (E.). — 1880. Ueber eine Methode, um die Vertheilung der Wachstumintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. *Naturhist. Medic. Ver.*, Heidelberg, Verhand. N. S., 2, 70-153.

ASTRUC (L.). — 1949. Phyllotaxie et point végétatif du *Sedum maximum*. *Rev. gén. Bot.*, *56*, 141-171.

BAILLON (H.). — 1867-1869. *Histoire des plantes*, Paris, *1*, 357-360.

BALL (E.). — 1955. On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus*. *Amer. J. Bot.*, *42*, 509-521.

BERSILLON (G.). — 1951. Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. : structure et fonctionnement. *C. R. Acad. Sc.*, *232*, 2470.

BERSILLON (G.). — 1955 a. Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11e série, *16*, 225-448.

BERSILLON (G.). — 1955 b. Remarques sur la périgynie des fleurs d'*Eschscholtzia californica* Cham. (Papavéracées). *C. R. Acad. Sc.*, *240*, 1131.

BERSILLON (G.). — 1956. Les inflorescences de *Ruta graveolens* L. *Rev. gén. Bot.*, *63*, 437-460.

BERSILLON (G.). — 1957. Ontogénie comparée de la tige feuillée et de l'inflorescence chez *Oenothera biennis* L. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 1455.

BERSILLON (G.). — 1958 a. L'appareil floral d'*Aquilegia vulgaris* L. *Rev. gén. Bot.*, *65*, 397-415.

BERSILLON (G.). — 1958 b. L'inflorescence terminale de *Reseda lutea* L. ; ses rapports avec la pousse végétative. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *19*, 185-197.

BLARINGHEM (L.). — 1907. Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. Mutation et traumatismes. *Thèse*, Paris.

BOKE (N. H.). — 1947. Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. *Amer. J. Bot.*, *34*, 433-439.

BONNAND (J.). — 1959 a. *Nicotiana tabacum* L. Point végétatif et morphologie. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, XX, 187-228.

BONNAND (J.). — 1959 b. Transformation de l'apex végétatif de *Nicotiana tabacum* L. (variété white burley) en apex inflorescentiel. *C. R. Acad. Sc.*, *248*, 1209.

BONNAND (J.). — 1961. Ontogénie de la cyme unipare scorpioïde du *Nicotiana glutinosa* L. *Ibid.*, *252*, 1498.

BONNIER (G.). — *Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique*. Librairie générale de l'Enseignement, Paris.

BOULANGER (M. Th.). — 1949. Etude phyllotaxique de deux Amarantacées : *Celosia cristata* Kuntze, *Amarantus paniculatus* L. *Rev. gén. Bot.*, *56*, 381-403.

BRAUN (A.). — 1831. Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen. *Nova Acta Ph. Med. Acad. Cesar Leop. Carol. Nat. Curiosorum*, *15*, 195-402.

BRAVAIS (A. et L.). — 1837 a. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 2e sér., *7*, 42-110.

BRAVAIS (A. et L.). — 1837 b. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Ibid.*, 193-221, 291-348 ; et *8*, 11-42.

BRAVAIS (A. et L.). — 1839. Essai sur la disposition générale des feuilles rectisériées. *Ibid.*, *12*, 5-14, 65-77.

BUGNON (F.). — 1953. Recherches sur la ramification des Ampélidacées. *Thèse*, Paris.

BUGNON (F.). — 1954. Principales variations relatives au développement d'hypoclades dans les inflorescences des Dicotylédones. *Bull. scient. Bourgogne*, XV, 201-211.

BUVAT (R.). — 1944-45. Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *5* et *6*.

BUVAT (R.). — 1950 a. Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du point végétatif de la Giroflée. *C. R. Acad. Sc.*, *230*, 1968.

BUVAT (R.). — 1950 b. Evolution cytologique du point végétatif de *Lupinus albus* (Papilionacées). *Ibid.*, 2320.

BUVAT (R.). — 1950 c. Influence des conditions du milieu externe sur l'évolution cytologique du point végétatif de *Lupinus albus* (Papilionacées). *Ibid.*, *231*, 66.

BUVAT (R.). — 1951 a. Evolution histologique du point végétatif de *Myosurus minimus*. *Ibid.*, *232*, 1011.

BUVAT (R.). — 1951 b. Evolution cytologique du méristème apical de *Myosurus minimus* L. au cours de la phase végétative. *Ibid.*, 1232.

BUVAT (R.). — 1951 c. Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* L. en méristème floral. *Ibid.*, 2466.

BUVAT (R.). — 1951 d. La structure de l'apex de *Myosurus minimus* L. établie d'après son fonctionnement. *Ibid.*, *233*, 813.

BUVAT (R.). — 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *13*, 199-300.

BUVAT (R.). — 1953. L'apex de *Triticum vulgare* ; modalités de reprise des mitoses lors de la germination et du fonctionnement végétatif. *C. R. Acad. Sc.*, *236*, 1989.

BUVAT (R.). — 1955 a. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.*, *31*, 596-656.

BUVAT (R.). — 1955 b. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Selaginella caulescens* Spring. var. *amoena*. *C. R. Acad. Sc.*, *241*, 1833.

BUVAT (R.). — 1955 c. Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de *Selaginella kraussiana* Brown. *Ibid.*, 1979.

BUVAT (R.) et LIARD (O.). — 1953. Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense* L. *C. R. Acad. Sc.*, *237*, 88.

CAMEFORT (H.). — 1950 a. Anomalies foliaires et variations phyllotaxiques chez les plantules de *Cupressus sempervirens*. *Rev. gén. Bot.*, *57*, 348-372.

CAMEFORT (H.). — 1950 b. Structure du point végétatif de *Picea excelsa*. *C. R. Acad. Sc.*, *231*, 65.

CAMEFORT (H.). — 1951. Structure du point végétatif de *Ginkgo biloba* en période d'activité (initiation foliaire). *Ibid.*, *233*, 88.

CAMEFORT (H.). — 1954. Présence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnospermes. *Ibid.*, *238*, 922.

CAMEFORT (H.). — 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *17*, 1-185.

CANDOLLE (A. P. de). — 1827. *Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes.* Paris.

CARTON (A.). — 1948. Etudes phyllotaxiques sur quelques espèces de *Linum. Rev. gén. Bot., 55,* 137-168.

CATESSON (A. M.). — 1953. Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une Monocotylédone : *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Joncacées). *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *14,* 253-291.

CATESSON (A. M.). — 1954. Fonctionnement du point végétatif de *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Joncacées). *C. R. Acad. Sc., 238,* 716.

CATESSON (A. M.). — 1960 a. Zonation apicale et origine du procambium dans les rameaux d'*Acer pseudoplatanus. Ibid., 250,* 1709.

CATESSON (A. M.). — 1960 b. Caractères cytologiques de l'apex et des cordons procambiaux naissants d'*Acer pseudoplatanus* lors de la reprise d'activité printanière. *Ibid.,* 2418.

CHABOT-JACQUETY (Y.). — 1960. Etude du méristème apical de *Rumex obtusifolius* D.C. aux différentes phases du développement. *C. R. Acad. Sc., 250,* 1540.

CHAMPAGNAT (M.). — 1950-1951. Hétérophyllie, phyllotaxie et floraison chez le *Linaria striata. Bull. Soc. bot. Fr. Mém., 98,* 116-121.

CHAMPAGNAT (M.). — 1954. Etude comparée des premiers stades du développement des méristèmes axillaires végétatifs et floraux chez les *Chaenorrhinum. Ann. Sc. Nat. Bot., 15,* 111-115.

CHOUARD (P.). — 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. rev. Plant phys., 11,* 191-238.

CHURCH (A. H.). — 1901. Note on phyllotaxis. *Ann. Bot., 15,* 481-490.

CHURCH (A. H.). — 1902. Descriptive morphologic phyllotaxis. *New Phyt.*

CHURCH (A. H.). — 1904 a. The principles of phyllotaxis. *Ann. Bot., 18.*

CHURCH (A. H.). — 1904 b. *On the relation of phyllotaxis to mechanical laws.* Williams and Norgate, Oxford.

CHURCH (A. H.). — 1920. *On the interpretation of phenomena of phyllotaxis.* Oxford Univ. Press, London.

CLOWES (F. A. L.). — 1961. *Apical meristems.* Botanical monographs, II. Oxford.

CODACCIONI (M.). — 1954. Etude phyllotaxique d'*Evonymus japonicus* Th. *Rev. gén. Bot., 730,* 740-784.

CODACCIONI (M.). — 1955. Etude phyllotaxique d'un lot de 200 plants d'*Helianthus annuus* L. cultivés en serre. *C. R. Acad. Sc., 241,* 1159.

CODACCIONI (M.). — 1956. Phyllotaxie du Châtaignier, étude des cas normaux. *Ibid., 243,* 1056.

CODACCIONI (M.). — 1957 a. Phyllotaxie du Châtaignier, quelques dispositions anormales. *Ibid., 244,* 379.

CODACCIONI (M.). — 1957 b. Point végétatif du Châtaignier : évolution au cours de la première année. *Ibid., 245,* 2369.

CODACCIONI (M.). — 1958. Quelques aspects morphologiques de la floraison du Châtaignier. *Ibid., 247,* 1478.

CODACCIONI (M.). — 1962. Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. *Rev. Cyt. et Biol. végét., 25,* 1-208.

COULTER (J. M.). — 1883. Development of a Dandelion flower. *Am. Nat., 17,* 1211-1217.

COULTER (J. M.) et CHAMBERLAIN (C. J.). — 1903. *Morphology of Angiosperms.* Chicago.

CROCKETT (L. J.). — 1957. A study of the tunica-corpus and anneau initial of irra-

diated and normal stem apices of *Nicotiana tabacum* L. *Bull. Torrey Bot. Club, U.S.A., 84,* 229-236.

Cutter (E.). — 1959. On a theory of phyllotaxis and histogenesis. *Bot. Rev., 34,* 243-263.

Delay (C.). — 1946-1948. Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cyt. et Cytophys. végét., 9,* 169-223, et *10,* 103-229.

Deschatres (R.). — 1948. Notes sur les hélices foliaires. *Rev. Sc. Bourbonnais et Centre France, Moulins,* 14-34.

Deschatres (R.). — 1949. Préfloraison, préfoliation et hélices foliaires. *Actes LXVIIIe Congrès A.F.A.S., Clermont-Ferrand,* 99-101.

Deschatres (R.). — 1954. Recherches sur la phyllotaxie du genre *Sedum. Rev. gén. Bot., 61,* 501-570.

Douglas (G. E.). — 1944. The inferior ovary. *Bot. Rev., 10,* 125-186.

Douglas (G. E.). — 1957. *Idem, II. Ibid., 23,* 1-46.

Eichler (A. W.). — 1878. *Blütendiagramme II.* Leipzig.

Emberger (L.). — 1931. *Eléments de morphologie florale.* Paris.

Emberger (L.). — 1944. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Eléments de Paléobotanique et de morphologie comparée.* Masson et Cie, Paris.

Emberger (L.). — 1951. L'origine de la fleur. *Experientia, 5,* 161-168.

Emberger (L.). — 1952. La valeur morphologique et l'origine de la fleur (à propos d'une théorie nouvelle), *Colloque intern. sur l'évolution et la phylogénèse chez les végétaux,* 279-360, Ed. C.N.R.S., Paris.

Engard (C. J.). — 1944. Organogenesis in *Rubus. Univ. Havaii, Res. Pub., 21.*

Engler (A.) et Prantl (K.). — 1894. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*

Esau (K.), Foster (A. S.) et Gifford (E. M., Jr). — 1954. Mitosis in the initiation zone of the shoot apex. *Rapports et Communications VIIIe Congrès intern. de Bot., Sections 7 et 8,* Paris, 262-263.

Fardy (A.), Cuzin (J.) et Schwartz (D.). — 1953. Ontogénèse du *Nicotiana tabacum* L., structure et fonctions du méristème apical. *Ann. Inst. exp. Tabac, Bergerac, 1,* 73-100.

Favard (A.). — 1955. Evolution du point végétatif de *Drosera rotundifolia* L. Stade jeune. *C. R. Acad. Sc., 240,* 225.

Favard (A.). — 1956 a. *Idem.* Deuxième étape. *Ibid.,* 242, 2486.

Favard (A.). — 1956 b. Transformation du point végétatif en méristème d'inflorescence chez *Drosera rotundifolia. Ibid., 243,* 2124.

Favard (A.). — 1960 a. Ontogénèse de l'inflorescence du Myosotis des Alpes. Ontogénèse de l'inflorescence primaire. *Ibid., 250,* 908.

Favard (A.). — 1960 b. *Idem.* Ontogénèse des inflorescences partielles de second ordre. *Ibid.,* 1534.

Flot (L.). — 1905-1906-1907. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. *Rev. gén. Bot.,* 1905, *17,* 449-472 ; 1906, *18,* 26-489 ; 1907, *19,* 29-169.

Garrisson (Rh.). — 1949 a. Origin and development of axillary buds : *Syringa vulgaris. Amer. J. Bot., 36,* 205-213.

Garrisson (Rh.). — 1949 b. Origin and development of axillary buds : *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. and Zucc. *Amer. J. Bot., 36,* 379-389.

Gates (R.). — 1942. Nucleoli and related nuclear structures. *Bot. Rev., 8,* 337-409.

GIFFORD (E. M., Jr.). — 1951. Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drymis Winteri*, var. *Chilensis*. *Amer. J. Bot.*, *38*, 234-243.

GIFFORD (E. M., Jr.). — 1954. The shoot apex in Angiosperms. *Bot. Rev.*, *20*, 477-529.

GOEBEL (K.). — 1898. *Organographie der Pflanzen*. Iena.

GOETHE (J. W.). — 1790. *Versuch für Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha.

GORENFLOT (R.). — 1959. Le polymorphisme de *Plantago coronopus* L. (ses manifestations et ses causes). *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *20*, 237-521.

GRANDET (J.). — 1955. Sur le point végétatif du *Soja hispida* Moench. *C. R. Acad. Sc.*, *240*, 1003.

GRÉGOIRE (V.). — 1935 a. Données nouvelles sur la morphogénèse de l'axe feuillé des Dicotylées. *C. R. Acad. Sc.*, *200*, 1127.

GRÉGOIRE (V.). — 1935 b. Les liens morphogénétiques entre la feuille et la tige dans les Dicotylées. *Ibid.*, *220*, 1349.

GRÉGOIRE (V.). — 1935 c. Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. *Rev. trav. bot. néerl.*, *32*, 453.

GRÉGOIRE (V.). — 1938. La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *La Cellule*, *47*, 247-452.

HACCIUS (B.). — 1950. Weitere Untersuchungen zum Verständnis der zerstreuten Blattstellungen bei den Dikotylen. *Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Klasse*, *6*, 289-337.

HADJ-MOUSTAPHA (M.). — 1956. Sur la phyllotaxie et la constitution de l'inflorescence chez le *Cleome spinosa* Jacq. *C. R. Acad. Sc.*, *243*, 1059.

HADJ-MOUSTAPHA (M.). — 1957. Point végétatif et point inflorescentiel chez le *Cleome spinosa* Jacq. *Ibid.*, *245*, 710.

HADJ-MOUSTAPHA (M.). — 1958. Phyllotaxie des rameaux plagiotropes chez le *Capparis spinosa* L. *Ibid.*, *246*, 304.

HADJ-MOUSTAPHA (M.). — 1959. Recherches sur les Capparidacées. Contribution à l'étude de l'inflorescence en grappe. *Thèse*, Paris, non publiée.

IRMISCH (Th.). — 1861. Einige Bemerkungen über *Poterium Sanguisorba* und *polyganum*. *Bot. Zeit.*, 45-46.

KOCH (L.). — 1893. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. *Jahrb. wiss. Bot.*, *25*, 380-488.

KUNDU (B. C.) et RAO (N. S.). — 1952. Origin and development of axillary buds in Jute (*Corchorus capsularis*). *Nature*, *170*, 1128.

KUNDU (B. C.) et RAO (N. S.). — 1960. Anatomy of fasciated stems in Jute. *Bot. Gaz.*, *121*, 257-266.

LANCE (A.). — 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *13*, 301-339.

LANCE (A.). — 1953. Sur l'absence d'initiales apicales et la configuration de l'anneau initial chez *Vicia faba* L. *C. R. Acad. Sc.*, *236*, 510.

LANCE (A.). — 1954 a. Evolution histologique de l'apex d'*Aster sinensis*. *Ibid.*, *238*, 1442.

LANCE (A.). — 1954 b. Transformation du point végétatif d'*Aster sinensis* L. en méristème d'inflorescence. *Ibid.*, 2437.

LANCE (A.). — 1954 c. Répartition de l'acide ribonucléique dans les méristèmes apicaux de deux Composées. *Ibid.*, *239*, 1238.

LANCE (A.). — 1954 d. Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du méristème apical de *Chrysanthemum segetum* L. *Ibid.*, 1664.

LANCE (A.). — 1955 a. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Scabiosa ukranica* L. *Ibid.*, *240*, 1461.

LANCE (A.). — 1955 b. Mise en évidence et répartition des groupements sulfhydriles dans le méristème apical d'une Composée : *Chrysanthemum segetum* L. *Ibid.*, *241*, 821.

LANCE (A.). — 1956 a. Evolution cytologique du méristème apical de *Scabiosa ukranica* L. de la graine à l'inflorescence. *Ibid.*, *242*, 812.

LANCE (A.). — 1956 b. Recherches histocytologiques sur *Xanthium pennsylvanicum* Wallr. (Ambrosiacées). *Ibid.*, 3102.

LANCE (A.). — 1957. Sur l'édification du rameau florifère du *Xanthium pennsylvanicum* Wallr. (Ambrosiacées). *Ibid.*, *244*, 927.

LANCE (A.). — 1958. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *18*, 98-421.

LANCE-NOUGARÈDE (A.). — 1960. Ontogénie du méristème végétatif principal et des méristèmes latéraux reproducteurs chez *Veronica teucrium* L. (Scrofulariacées). *C. R. Acad. Sc.*, *250*, 2748.

LANCE-NOUGARÈDE (A.). — 1961. Comparaison du fonctionnement reproducteur chez deux plantes vivaces construisant des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale, *Teucrium scorodonia* L. et *Alyssum maritimum* Lamk. *Ibid.*, *252*, 924.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1957. Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 712.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1958 a. Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) depuis la phase adulte jusqu'à la fleur terminale. *Ibid.*, *246*, 3177.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1958 b. Sur les différents types de rosettes produites par *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière). *Ibid.*, 3496.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1959. Ontogénie du méristème apical de *Primula malacoides* Franch. depuis la germination jusqu'à l'édification de l'inflorescence. *Ibid.*, *249*, 745.

LAWALRÉE (A.). — 1948. Histogénèse florale et végétative chez quelques Composées. *La Cellule*, *52*, 213-294.

LOISEAU (J.-E.). — 1950. Contribution à l'étude phyllotaxique de la Capucine (*Tropaeolum majus* L.). *Rev. gén. Bot.*, *57*, 478-503.

LOISEAU (J.-E.). — 1959. Observation et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *20*, 1-214.

LOUIS (G.). — 1935. L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. *La Cellule*, *44*, 87-172.

MAGIN (N.). — 1960. Evolution de l'apex d'une plante bisannuelle : *Daucus carota* L. *Rev. Cyt. et Biol. Vég.*, *21*, 401-438.

MAJUMDAR (G. P.). — 1942. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. *Ann. Bot.*, *6*, 49-81.

MAJUMDAR (G. P.). — 1948. Leaf development at the growing apex and phyllotaxis in *Heracleum*. *Proceed. Ind. Acad. Sc.*, *28*, 83-97.

MAJUMDAR (G. P.) et DATTA (A.). — 1946. Developmental studies. I. Origin and development of axillary buds, with special references to two Dicotyledones. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, *23*, 249.

MILLER (H. A.) et WETMORE (R. H.). — 1946. Studies on the developmental anatomy of *Phlox drummondi* Hook. III. The apices of mature plant. *Amer. J. Bot.*, *33*, 1-10.

Mol (W. E., de). — 1928. Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid Hyacinths. *La Cellule*, *38*, 6-67.

Neumayer (H.). — 1924. Die Geschichte der Blüte. *Abh. zool. bot. Ges. in Wien*, *14*, 1.

Newman (I. V.). — 1936. Studies in the Australian Acacias. VI. The meristematic activity of the floral apex of *Acacia longifolia* and *A. suaveolens* as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel. *Proc. Linn. Soc. of N. S. W.*, *61*, 56.

Newman (I. V.). — 1956. Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology*, *6*, 1-19.

Partanen (C. F.) et Gifford (E. M., Jr.). — 1958. Application of autoradiography techniques to studies of shoot apices. *Nature*, *182*, 1747.

Payer (J. B.). — 1857. *Traité d'Organogénie comparée de la fleur*. Paris.

Péchoutre (F.). — 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. *Thèse*, Paris.

Penon (G.). — 1951. Parastiques et hélices foliaires chez deux Filicinées, *Polystichum filix-mas* Roth. et *Athyrium filix-femina* Roth. *Rev. gén. Bot.*, *58*, 617-656.

Phelouzat (R.). — 1955. Disposition des feuilles dans les premiers stades du développement chez quelques Dicotylédones. *Rev. gén. Bot.*, *62*, 454-498.

Phelouzat (R.). — 1957. Le méristème apical d'*Agrimonia eupatoria* L. dans l'ontogénie de la pousse végétative et de l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 2525.

Phelouzat (R.). — 1958. Ontogénie comparée d'une fleur latérale et de la fleur terminale chez l'*Agrimonia eupatoria* L. *Ibid.*, *246*, 2393.

Phelouzat (R.). — 1960 a. Les nucléoles chez l'*Agrimonia eupatoria* L. *Ibid.*, *250*, 2250.

Phelouzat (R.). — 1960 b. Etude morphologique d'une poire prolifère, *Pirus communis* L. *Ibid.*, 570.

Phelouzat (R.). — 1962 a. Ontogénie de la pousse aérienne chez le *Poterium sanguisorba* L. *Ibid.*, *255*, 153.

Phelouzat (R.). — 1962 b. Etude morphologique et ontogénique chez le *Geum urbanum* L. *Ibid.*, 344.

Philipson (W. R.). — 1946. Studies in the development of inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot.*, *10*, 257-270.

Philipson (W. R.). — 1947 a. Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, *53*, 187-193.

Philipson (W. R.). — 1947 b. Studies in the development of the inflorescence. II. The capitulum of *Succisa pratensis* Moench. and *Dipsacus fullonum* L. *Ann. Bot.*, *11*, 285-297.

Philipson (W. R.). — 1947 c. *Idem*. III. The thyrse of *Valeriana officinalis* L. *Ibid.*, 409-415.

Philipson (W. R.). — 1948 a. *Idem*. IV. The capitula of *Hieracium borealis* Fries. and *Dahlia gracilis* Ortg. *Ibid.*, *12*, 65-75.

Philipson (W. R.). — 1948 b. *Idem*. V. The raceme of *Lobelia dorthmanna* L. and other Campanulaceous inflorescences. *Ibid.*, 147-156.

Philipson (W. R.). — 1949. The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev.*, *24*, 21-50.

Plantefol (L.). — 1945 a. La phyllotaxie dans le genre *Lilium* : théorie des hélices foliaires multiples. *C. R. Acad. Sc.*, *221*, 422.

Plantefol (L.). — 1945 b. Sur la phyllotaxie du *Lilium martagon* L. *Ibid.*, 667.

PLANTEFOL (L.). — 1946 a. Sur la série principale des divergences foliaires reconnues par la phyllotaxie classique. *Ibid.*, *222*, 147.

PLANTEFOL (L.). — 1946 b. Sur deux extensions de la théorie des hélices foliaires multiples. *Ibid.*, 235.

PLANTEFOL (L.). — 1946 c. Sur les méthodes en phyllotaxie. *Ibid.*, 1508.

PLANTEFOL (L.). — 1946-1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11e série, 1946, *7*, 153-229 ; 1947, *8*, 1-71.

PLANTEFOL (L.). — 1947. Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. gén. Bot.*, *54*, 49-81.

PLANTEFOL (L.). — 1948. L'ontogénie de la fleur. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11e série, *9*, 31-186.

PLANTEFOL (L.). — 1950. La phyllotaxie. (Colloque international du C.N.R.S. sur la Morphogénèse, Strasbourg). *Année biologique*, 3e série, *36*, 447-463.

PLANTEFOL (L.). — 1957. Sur deux notes relatives à l'ontogénie d'inflorescences. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 603.

POPHAM (R. A.) et CHAN (A. P.). — 1952. Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium* Bialey. *Amer. J. Bot.*, *39*, 329-339.

POUX (N.). — 1957. Comportement du méristème apical d'un Blé d'hiver (*Triticum sativum* Lamk.) semé au printemps. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 2522.

POUX (N.). — 1958. Comportement du méristème apical de deux variétés de Blé, *Triticum sativum* Lamk., l'une de printemps, l'autre d'automne, semées simultanément au printemps. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *19*, 273-305.

POUX (N.). — 1960 a. Variations de la répartition des ribonucléoprotéines dans l'apex d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill.) au cours du développement. *C. R. Acad. Sc.*, *250*, 585.

POUX (N.). — 1960 b. Evolution cytologique du méristème apical d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill., var. Vilmorin Werna). *Ibid.*, 1099.

RAUH (W.) et REZNIK (H.). — 1951. Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. I. Teil : Die Histogenese becherförmiger Blüten und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. *Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl.*, *3*, 139-207.

RAUH (W.) et REZNIK (H.). — 1953. Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. II. Die Histogenese der Achsen köpfchenförmiger Infloreszenzen. *Beit. Biol. Pflanzen*, *29*, 233-296.

RAUNKIAER (C.). — 1934. *The life forms of plants and Plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

REEVE (R. M.). — 1943. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. *Amer. J. Bot.*, *30*, 609-619.

ROCHE (C.). — 1949. Etude phyllotaxique sur *Hedera helix*. *Rev. gén. Bot.*, *56*, 49-73.

ROUFFA (A. S.) et GUNCKEL (J. E.). — 1951 a. A comparative study of vegetative shoot apices in the Rosaceae. *Amer. J. Bot.*, *38*, 290-300.

ROUFFA (A. S.) et GUNCKEL (J. E.). — 1951 b. Leaf initiation origin, and pattern of pith development in the Rosaceae. *Ibid.*, 301-307.

ROUGIER (J.). — 1955. Sur le point végétatif d'*Aquilegia vulgaris* L. *C. R. Acad. Sc.*, *240*, 654.

SCHIMPER (K. Fr.). — 1829. Beschreibung des *Symphytum zeyheri* und seiner zwei deutschen Verwandten der *S. bulbosum* Schimp. und *S. tuberosum* Jacq. *Magazin für Pharmacie*, *28*, 1-49.

SCHLEIDEN (M. J.). — 1837. *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig.

SCHMIDT (A.). — 1924. Histologische Studien an Phanerogamen-vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, *8*, 345-404.

SHARMAN (B. C.). — 1945. Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz.*, *106*, 269-289.

SIRONVAL (C.). — 1949. Observations sur la structure et le fonctionnement du méristème en rapport avec le développement chez *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch. *Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique*, *82*, 9-26.

SNOW (M. et R.). — 1931. Experiments on phyllotaxis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, série B, *221*, 1-43.

SNOW (M. et R.). — 1932. *Idem*. II. The effect of displacing a primordium. *Ibid.*, *222*, 353-400.

SNOW (M. et R.). — 1934. The interpretation of phyllotaxis. *Biol. Rev.*, *9*, 132-137.

SNOW (M. et R.). — 1935. Experiments on phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, série B, *225*, 63-94.

SNOW (M. et R.). — 1937. Auxin and leaf formation. *New Phyt.*, *36*, 1-17.

SNOW (M. et R.). — 1942. The determination of axillary buds. *Ibid.*, *41*, 13-22.

SNOW (M. et R.). — 1947. On the determination of leaves. *Ibid.*, *46*, 5-19.

SNOW (M. et R.). — 1951. On the question of tissue tensions on stem apices. *Ibid.*, *50*, 184-185.

SNOW (M.). — 1951. Experiments on spirodistichous shoot apices. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, série B, *235*, 131-162.

SNOW (R.). — 1942. Further experiments on whorled phyllotaxis. *New Phyt.*, *41*, 108-123.

SNOW (R.). — 1951. Experiments on bijugate apices. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, série B, *235*, 291-310.

SNOW (R.). — 1952. On the shoot apex and phyllotaxis of *Costus*. *New Phyt.*, *51*, 359-363.

SNOW (R.). — 1954. Phyllotaxis of flowering Teasels. *Ibid.*, *53*, 99-107.

STEIN (D. B.) et STEIN (O. L.). — 1960. The growth of the stem tip of *Kalanchoe* cv. « Brillant star ». *Amer. J. Bot.*, *47*, 132-140.

TEPFER (S.). — 1960. The shoot apex and early leaf development in *Clematis*. *Amer. J. Bot.*, *47*, 655-664.

THOMPSON (J. Mc L.). — 1929. A study in advancing sterility with special reference to the Leguminous gynoecium. *Publ. Hartley Bot. Lab., Univ. Liverpool*, n° 6.

THOMPSON (J. Mc L.). — 1931. A study of advancing sterility. The theory of the Leguminous Strobilous. *Ibid.*, n° 7.

THOMPSON (J. Mc L.). — 1933. The theory of Scitamineous flowering. *Ibid.*, n° 11.

THOMPSON (J. Mc L.). — 1934. The state of flowering known as Angiospermy. *Ibid.*, n° 12.

THOMPSON (J. Mc L.). — 1944. Towards a modern physiological interpretation of flowering. *Proc. Linn. Soc. London*, Session 156, 46.

TRIBOT (R.). — 1961. Le point végétatif du *Cryptomeria japonica* Don. Phyllotaxie et vascularisation des axes épicotylés. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *23*, 1-48.

VAZART (B.). — 1960. Etude cytologique du grain d'aleurone dans le malt. *Bull. Soc. Bot.*, *107*, 185-192.

VESCOVI (P.). — 1958 a. Phyllotaxie, point végétatif et vascularisation du *Lathyrus aphaca* L. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *19*, 377-440.

VESCOVI (P.). — 1958 b. Evolution du point végétatif du *Lathyrus aphaca* L. au cours d'un plastochrone. *C. R. Acad. Sc.*, *247*, 498.

VESCOVI (P.). — 1959. Phyllotaxie du *Sarothamnus scoparius* Koch. *Ibid.*, *248*, 2625.

VESCOVI (P.). — 1960. Ontogénèse comparée du bourgeon axillaire et de la fleur axillaire chez le *Lathyrus aphaca* L. *Ibid.*, *250*, 2421.

VESCOVI (P.). — 1961 a. Passage de deux à trois hélices chez le *Sarothamnus scoparius* Koch. *Ibid.*, *252*, 160.

VESCOVI (P.). — 1961 b. Organogénèse des rameaux végétatifs et ontogénèse des bourgeons axillaires multiples chez le *Spartium junceum* L. *Ibid.*, *253*, 1728.

VINCENT (W. S.). — 1955. Structure and chemistry of Nucleoli. *Int. Rev. Cyt.*, *4*, 269-298.

VÖCHTING (H.). — 1874. Beiträge zur Morphologie and Anatomie der Rhipsalideen. *Jahrb. wiss. Bot.*, *9*, 327-484.

VUILLEMIN (P.). — 1900. *Les anomalies végétales. Leur cause biologique.* Presses Universitaires, Paris.

WARDLAW (C. W.). — 1952. Phylogeny and morphogenesis. *Ann. Bot.*, *16*, 207-218.

WARDLAW (C. W.). — 1957. On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. *Amer. J. Bot.*, *44*, 176-186.

WITHE (O. E.). — 1948. Fasciation. *Bot. Rev.*, *14*, 319-358.

WORSDELL (W. C.). — 1915-1916. *The principles of Plant-teratology*, London.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 105

HISTORIQUE 107
I. — La phyllotaxie 107
II. — Les méristèmes apicaux 110

MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE 114

PREMIÈRE PARTIE

Morphologie, anatomie, phyllotaxie chez l'*Agrimonia eupatoria*

Chapitre premier. — MORPHOLOGIE, ANATOMIE 117
I. — Morphologie externe 117
II. — Anatomie de la tige 122
III. — Variation du diamètre de la tige 125

Chapitre II. — ETUDE PHYLLOTAXIQUE DE LA POUSSE AÉRIENNE 127
I. — Pousses aériennes provenant de rhizomes 127
A. — Différents types d'organes foliaires 127
B. — Délimitation des segments 128
C. — Description phyllotaxique de la pousse végétative . . 131
D. — Description phyllotaxique de l'inflorescence terminale . 132
E. — Indications phyllotaxiques données par l'observation de coupes dans le méristème apical 143
Conclusions et discussion 147
II. — Plants provenant de germinations 150
III. — Anomalies phyllotaxiques de l'inflorescence 150

Chapitre III. — TERMINAISON DE L'INFLORESCENCE 167

Chapitre IV. — PHYLLOTAXIE DE LA FLEUR ET SES ANOMALIES 171
I. — Description morphologique 171
II. — Fleur terminale 173
III. — Fleur latérale 188
Conclusions générales relatives aux anomalies florales de l'Aigremoine 200

Deuxième partie

Ontogénie chez l'*Agrimonia eupatoria*

Chapitre premier. — Ontogénie de la pousse aérienne du rhizome . . . 204
I. — Le méristème apical de la phase végétative en rosette . . . 204
A. — Structure du point végétatif 204
B. — Fonctionnement de l'anneau initial. Initiation d'une feuille et sa différenciation 212
C. — Méristèmes axillaires 220
II. — Le méristème apical de l'inflorescence au stade moyen de son fonctionnement 228
A. — Définition du stade moyen de l'inflorescence 228
B. — Structure du méristème inflorescentiel 228
C. — Evolution d'une bractée. Formation des méristèmes axillaires en rapport avec le fonctionnement de l'apex. 236
Résumé des observations relatives à la formation d'un bourgeon axillaire floral 246
Résumé et conclusions relatives au fonctionnement d'un méristème apical végétatif et inflorescentiel 247
Discussion sur le fonctionnement plastochronique de l'anneau initial 248
III. — Evolution du méristème dans la construction de la pousse aérienne 251
A. — Le bourgeon souterrain 251
B. — La phase végétative d'élongation 255
C. — La phase préflorale 262
D. — L'établissement de la phase inflorescentielle 265
E. — L'achèvement de la phase inflorescentielle 265

Conclusions générales relatives à la construction de la pousse aérienne 268

Chapitre II. — Ontogénie de la fleur 270
I. — Ontogénie d'une fleur latérale 270
II. — Ontogénie de la fleur terminale 276
III. — Vascularisation de la fleur 277

Chapitre III. — La semence. Développement ontogénique de plants provenant de germinations 281
I. — Etude de la graine 281
II. — La germination 287
III. — Evolution du méristème apical dans l'ontogénèse d'un plant d'Aigremoine provenant d'un semis 288

TROISIÈME PARTIE

Morphologie et ontogénie de deux autres Rosacées

Chapitre premier. — LE *Poterium sanguisorba* L. 296
I. — Description morphologique 296
II. — Travaux ontogéniques 301
Résumé des observations faites sur le *Poterium sanguisorba*. 307

Chapitre II. — LE *Geum urbanum* L. 309
I. — La rosette de feuilles. Point végétatif du rhizome 309
II. — Les pousses aériennes florifères 311
Résumé des observations faites sur le *Geum urbanum* L. . . 319
Discussion sur la nature de l'inflorescence du *Geum urbanum* L. 320

Principaux résultats et conclusions 323

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 329

EXPLICATION DES PLANCHES 342

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I

Agrimonia eupatoria

Point végétatif d'une plante en rosette

A. — Navachine-hématoxyline.

B. — Alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine. (a. i., anneau initial ; eb., ébauche foliaire ; m., moelle ; m. m., méristème médullaire ; pr., primordium ; pro., procambium ; z. a. a., zone apicale axiale ; z. r., zone de régénération de l'anneau initial).

Planche II

Agrimonia eupatoria

Développement d'un bourgeon axillaire dans la phase végétative en rosette.
Coupes longitudinales

(1) et A. — Bourgeon axillaire de la 4e feuille ; (3), de la 5e feuille ; (4), de la 6e feuille, sectionné suivant le plan de la feuille axillante. Pour chaque photographie et dessin, la feuille est à gauche et l'axe principal à droite.

(2). — Bourgeon axillaire de la 4e feuille sectionné dans un plan perpendiculaire à celui de la feuille, montrant le méristème avec une zonation très évidente. L'anneau initial présente des cloisonnements périclines dans l'assise sous-épidermique indiquant l'initiation d'une feuille.
(a. i., anneau initial ; f_3, 3e feuille du bourgeon ; i., initium ; m. ax., méristème axillaire ; m. m., méristème médullaire ; pro., procambium ; pro. F_4, procambium de la 4e feuille comptée à partir du sommet ; z. a., zone apicale axiale ; z. c., zone en coquille).

(1), G. × 530 ; alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine.
(2), G. × 370 ; (3), G. × 320 ; (4), G. × 300 ; Navachine-hématoxyline.

Planche III

Agrimonia eupatoria

Point végétatif

A et B. — Phase d'élongation.

C. — Début de la phase préflorale.

D. — Phase préflorale plus avancée. Malgré la présence de mitoses apicales, l'anneau initial est encore visible.

(A et D, Navachine-hématoxyline ; B et C, alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine. Les photographies A et B sont à la même échelle ; il en est de même pour C et D).

Planche IV

Agrimonia eupatoria

A. — Partie supérieure d'une inflorescence anormale. Une dissociation a produit deux méristèmes indépendants. (Coupe longitudinale suivant le grand axe. Alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine).

B. — Méristème apical d'une inflorescence normale, au stade moyen de son fonctionnement. Remarquer l'abondance des mitoses dans les flancs de l'apex, lieux de l'organogénèse, et la coloration plus faible dans la zone apicale axiale. (Navachine-hématoxyline).

Planche V

Agrimonia eupatoria

Méristème inflorescentiel au stade moyen de son fonctionnement

A et B sont les photographies de la même coupe, réalisées à des grossissements différents.

Coloration au vert de méthyle-pyronine dans le test de Brachet : la richesse plus ou moins grande en ribonucléoprotéines se traduit par des intensités de coloration différentes.

La partie supérieure de l'anneau initial (a. i.) et le méristème médullaire (m. m.) sont plus colorés que la zone apicale axiale (z. a. a.). Les primordiums bractéaux (pr.), les bourgeons axillaires (b. ax.) et les cordons procambiaux (pro.), sont très foncés ; la parenchymatisation des ébauches de bractées (eb.) est nette.

Planche VI

Agrimonia eupatoria

Développement d'un bourgeon axillaire floral, dans la phase inflorescentielle

A, B et C. — Coupes longitudinales dans le plan de la bractée axillante (à la même échelle).

A. — Le méristème axillaire, à l'aisselle d'un primordium bractéal, est nettement délimité par une zone en coquille.

B. — A l'aisselle d'une ébauche de bractée, le méristème axillaire commence à faire saillie.

C. — Le gonflement, précédant l'organogénèse, se poursuit. La zone en coquille est encore nette.

D et E. — Coupes longitudinales suivant l'axe des bractéoles (à la même échelle).
D. — Aspect du méristème axillaire au stade de la fig. 56, II.
E. — Stade de la fig. 56, III.

(Navachine-hématoxyline ; b, bractée ; b', bractéole).

Planche VII

Agrimonia eupatoria

A. — Méristème apical lors de l'achèvement de l'inflorescence. Une zonation est encore visible, mais la hauteur du cône apical est réduite.

B. — Fleur latérale après l'initiation des sépales.

(Alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine).

Planche VIII

Agrimonia eupatoria

La fleur

A, B et C. — Ontogénie de la fleur terminale (à la même échelle).

A. — Un sépale est formé. A son aisselle, commence à s'initier une étamine et, de l'autre côté du méristème, un pétale.

B. — Sépales, pétales et étamines sont élaborés. Le bombement carpellaire va se scinder en deux primordiums. A l'aisselle d'une bractée, un bourgeon axillaire se parenchymatise avant de se développer (b. av., bourgeon axillaire avorté).

C. — La périgynie et la vascularisation de la fleur sont établies. A l'aisselle des deux dernières bractées, les bourgeons ont avorté après avoir subi un début de développement.

(S, P, E, C, sépale, pétale, étamine, carpelle ; m. i., méristème intercalaire).

D. — Paroi du réceptacle d'une jeune fleur.

De l'intérieur vers l'extérieur : carpelle (C) ; épidermique tanifère (ep. t.) ; cellules courtes résultant d'une activité intense du méristème intercalaire (m. i.) ; cordon de procambium (pro.) desservant les pièces florales ; cellules plus longues différenciées, tanifères, résultant d'une activité moins importante du méristème intercalaire ; épiderme (ep.) externe, pilifère et tanifère ; f. c., faisceaux carpellaires.

(Navachine - hématoxyline).

Planche IX

Agrimonia eupatoria

Evolution du méristème apical de la pousse provenant d'un semis

A. — Fin de la phase végétative. Point végétatif structuré montrant, à gauche, la phase de restauration de l'anneau initial ; à droite, des cloisonnements périclines destinés à l'initiation de la feuille suivante ; au sommet, la zone apicale axiale avec ses noyaux gonflés aux nucléoles volumineux et peu nombreux ; et, en dessous, les cellules du méristème médullaire.

B. — Stade moyen de la phase inflorescentielle. A droite, au-dessus d'un primordium-naissant (pr. n.), on observe la régénération de l'anneau initial par des mitoses anticlines. A gauche, on voit une jeune bractée et son bourgeon axillaire floral délimité par une zone en coquille.

C. — Stade moyen de l'inflorescence. A droite, croissance de la bractée et début de la délimitation de son bourgeon. A gauche, le bourgeon a grossi et la bractée s'est développée.

D. Stade ultime du fonctionnement inflorescentiel. Une vacuolisation gagne toutes les cellules de l'apex.

E. — Initiation des sépales de la fleur terminale. Les bourgeons axillaires des dernières bractées ne se développent pas (par ex. pour la bractée située à droite).

F. — Sépales de la fleur terminale au stade de jeunes primordiums. La zone apicale, très vacuolisée, se dédifférenciera pour la formation des pièces reproductrices. Il n'y a pas de bourgeon à l'aisselle de la bractée de gauche.

(Navachine - hématoxyline. Toutes les figures sont à la même échelle que B).

Planche X

Poterium sanguisorba

Méristème inflorescentiel

A. — Début de la phase inflorescentielle. L'anneau initial s'est régénéré par des cloisonnements anticlines (c. a.) au-dessus de la bractée (b.) et de son bourgeon axillaire qui commence à s'individualiser. Le méristème est volumineux.

B. — Stade moyen de l'inflorescence. Une zonation apparaît dans le méristème. La croissance des bractées (b.) et de leur bourgeon axillaire floral (bg. fl.) se fait plus près du sommet. La base de l'anneau initial est différenciée. Le méristème est moins volumineux.

C. — Le méristème initie la dernière bractée (b) dont le cordon de procambium (pro.) se suit dans l'axe. L'avant-dernière bractée (b') se développe et son bourgeon floral (bg. fl.) s'individualise (m. ap., méristème apical).

D. — Dans le méristème apical (m. ap.), l'anneau initial ne s'est plus régénéré. L'apex est déjeté sur le côté par la croissance du bourgeon floral de l'avant-dernière bractée (b'). La dernière bractée (b), stérile, apparaît, ici, sectionnée sur son bord (bg. fl., bourgeon floral de la bractée b').

E. — Parenchymatisation du méristème apical. La dernière bractée stérile est, ici, bien visible.

(Navachine - hématoxyline. Toutes les figures sont à la même échelle que A).

Planche XI

Poterium sanguisorba

Inflorescence en épi contracté

A. — Stade encore jeune. La fleur du sommet, en position terminale, est en réalité la fleur latérale (fl. l.) de l'avant-dernière bractée (b') et le méristème apical (m. ap.), parenchymatisé, est entraîné à la base de la dernière bractée (b) qu'il a formée. La fleur latérale de gauche a formé des sépales (S) et des étamines (E). On voit, en bas et à gauche, l'insertion du bord d'une

feuille avec, à son aisselle, la portion tangentielle d'une inflorescence latérale.

B. — Stade plus avancé, montrant la réunion des fleurs au sommet de la hampe florifère (h. fl.).

(Navachine - hématoxyline).

Planche XII

Poterium sanguisorba

Ontogénie de la fleur

Les mêmes processus ontogéniques conduisent à une fleur hermaphrodite ou à une fleur femelle.

A. — Initiation des sépales antérieur et postérieur par des cloisonnements périclines sous-épidermiques (c. p.)

B — Elargissement du méristème par cloisonnements anticlines.

C. — Elaboration des étamines (E) et du mamelon carpellaire.

D. — Individualisation des deux primordiums carpellaires (C). Les différentes pièces florales sont, ici, au même niveau.

E. — Etablissement d'un méristème intercalaire (m. i.) provoquant la périgynie de la fleur.

F. — La coupe réceptaculaire (c. rec.) est formée. Les carpelles renferment à ce stade, chacun, un ovule différencié aussi bien dans les fleurs hermaphrodites que dans les fleurs femelles.
(S, E, C, sépale, étamine, carpelle).

(Navachine - hématoxyline. Les figures A, B, C et D montrent la fleur dans sa position naturelle sur l'axe).

Planche XIII

Geum urbanum

A. — Point végétatif du rhizome. En avril, la zonation est très évidente. La moelle s'élargit très près du sommet.

B. — Méristème apical d'un rameau d'ordre II, dans l'élaboration d'une grappe. La structure de l'apex montre nettement la zone apicale axiale (z. a. a.) claire, l'anneau initial (a. i.) qui se régénère, à son sommet, par des mitoses anticlines et qui se différencie à la base. Le méristème médullaire remonte très haut. Cet aspect correspond à celui qui a été observé chez l'Aigremoine.
(bg. fl., bourgeon floral ; B, bractée).

(Navachine - hématoxyline).

Planche XIV

Geum urbanum

Méristème apical de la pousse aérienne : stade jeune

A. — Coupe longitudinale dans le plan des axes foliaires. Le méristème apical a la structure d'un point végétatif. Un primordium (Pr.) débute par des

cloisonnements périclines sous-épidermiques dans l'anneau initial. Celui-ci se régénère par des mitoses anticlines et, lorsqu'il est entièrement restauré (a. i.), une différenciation apparaît à sa base. La zone apicale axiale (z. a. a.) est très vacuolisée. Le méristème médullaire (m. m.) est assez coloré.

B. — Coupe longitudinale dans le plan des stipules. Le cône apical est plus haut. Sous la zone apicale axiale, un méristème homogène, en forme de coupe, inclut la partie méristématique de l'anneau initial (a. i.) et le méristème médullaire (m. m.), dont la limite latérale ne peut être trouvée. L'initiation des stipules (i. st.) se reconnaît par des cloisonnements périclines sous-épidermiques à la base de l'anneau initial en différenciation (a. i. d.). (st. F_2, stipules de la feuille F_2).

(Navachine - hématoxyline. Les figures A et B sont à la même échelle).

Planche XV

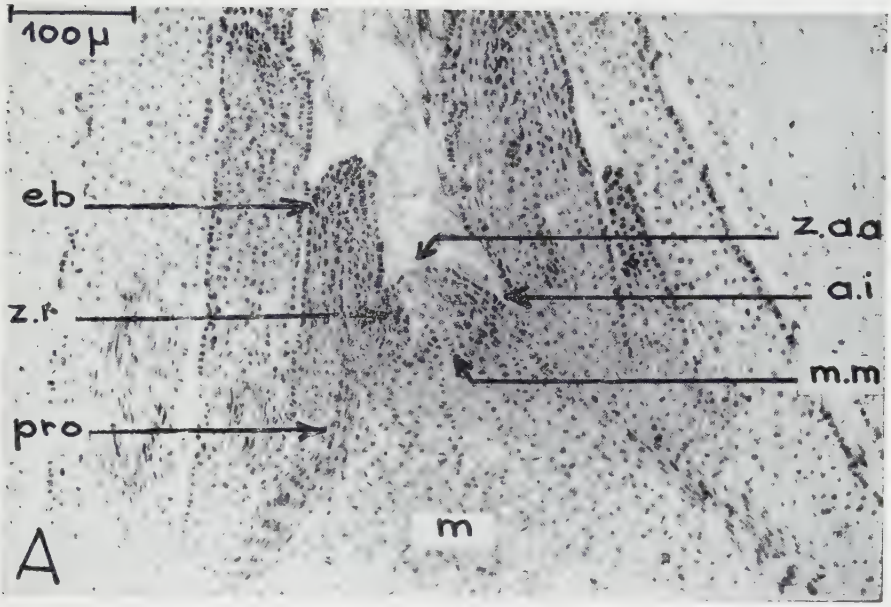
Geum urbanum

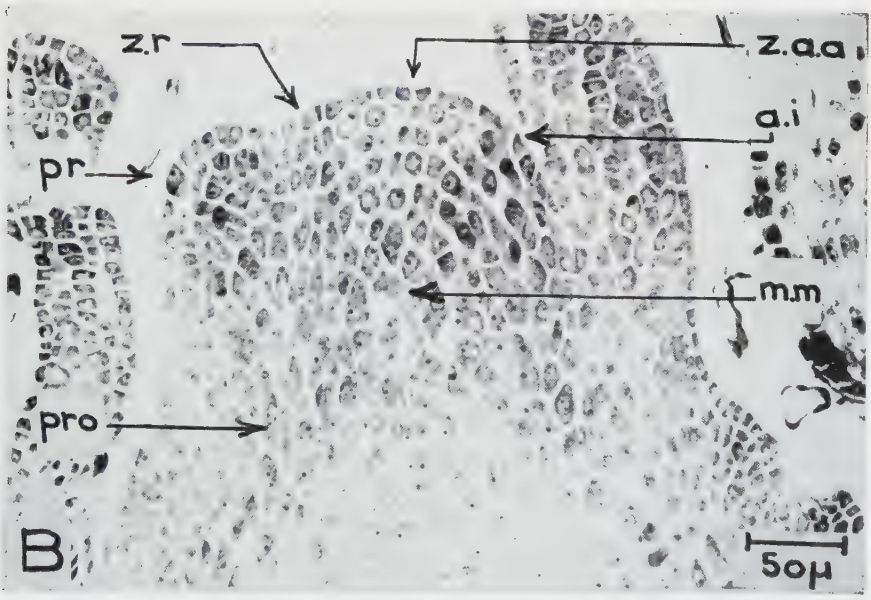
Elaboration de la fleur terminale de la pousse aérienne

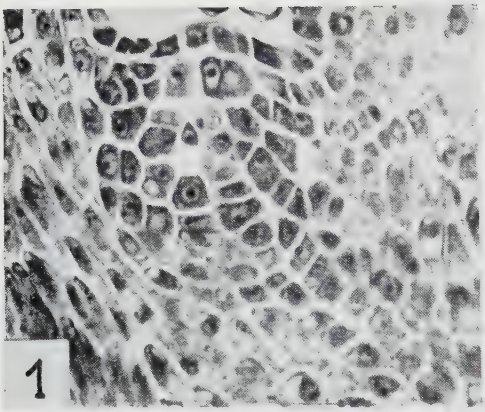
A. — Initiation des sépales. Le premier sépale (S) est presque superposé à l'avant-dernière feuille F_6 qui possède un bourgeon axillaire floral (bg. fl.) dont la zonation est nette (b. F_7, bord de la feuille F_7).

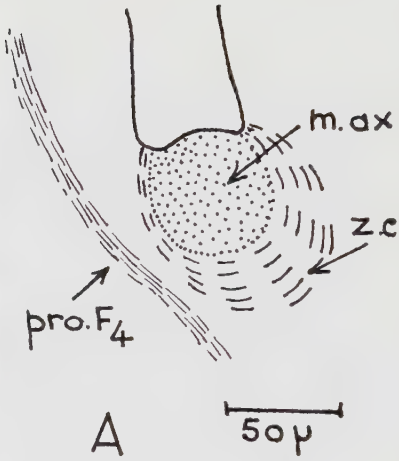
B. — Croissance des sépales et élargissement du réceptacle floral par des cloisonnements anticlines (c. a.). La zone apicale axiale (z. a. a.) est encore vacuolisée. Les bourgeons floraux (bg. fl.) de F_6 et F_7 ont une structure de point végétatif.

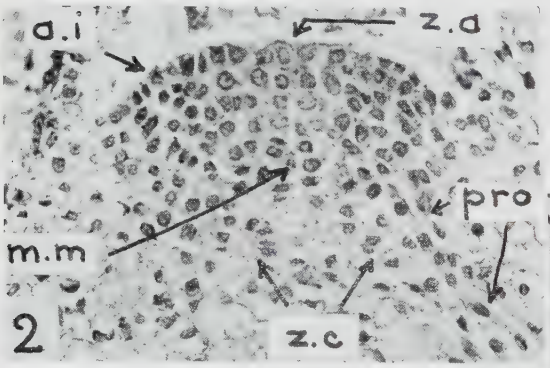
(Alcool-formol-acide acétique, vert de méthyle-pyronine. Les figures A et B sont à la même échelle).

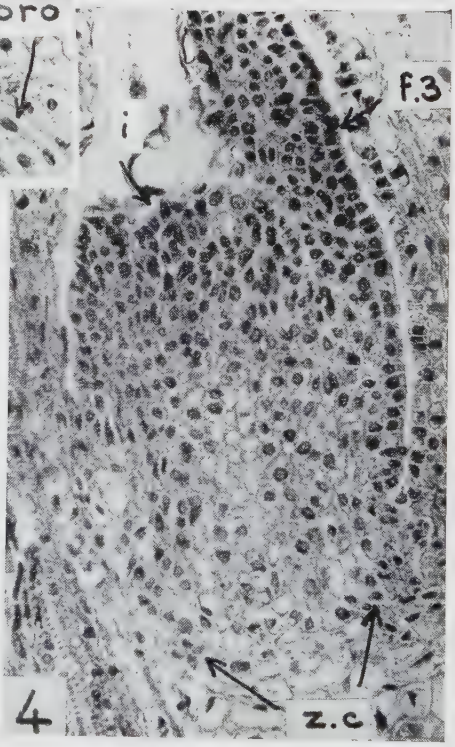

100µ
eb
z.r
pro
z.a.a
a.i
m.m
m
A

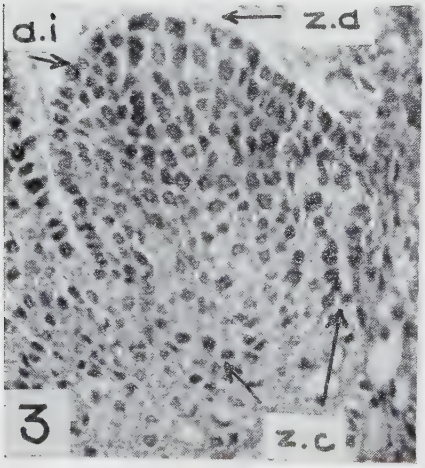

z.r
z.a.a
a.i
pr
m.m
pro
B
50µ

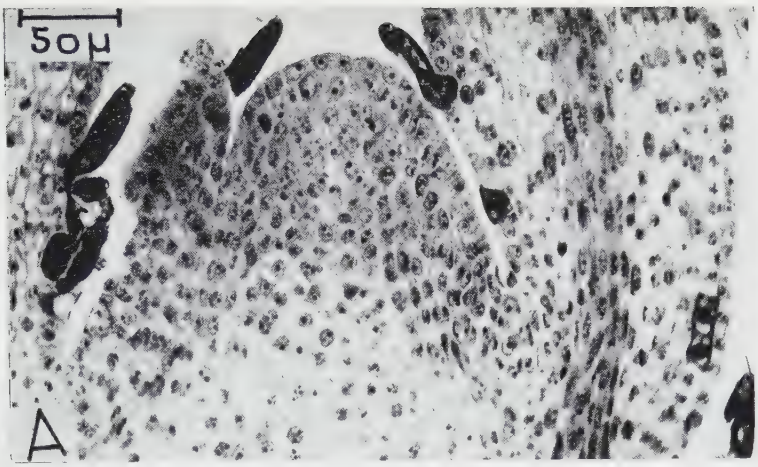

1

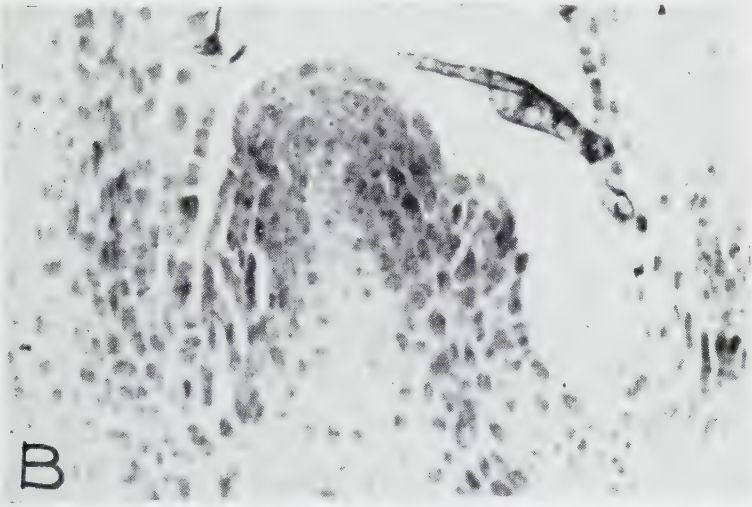

m.ax
z.c
pro.F4
A
50 μ

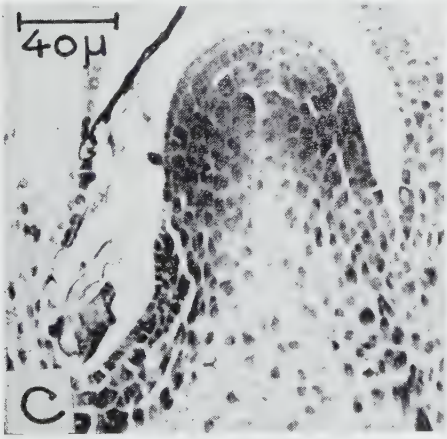

a.i
z.d
pro
m.m
2
z.c

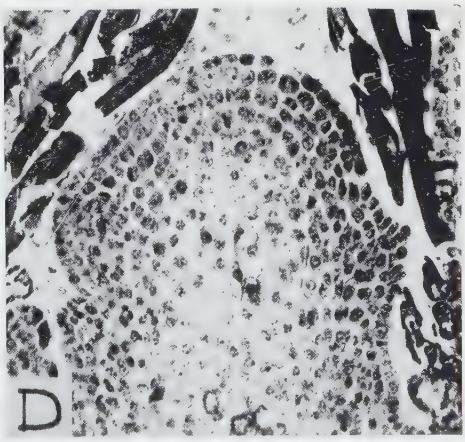

f.3
i
4
z.c

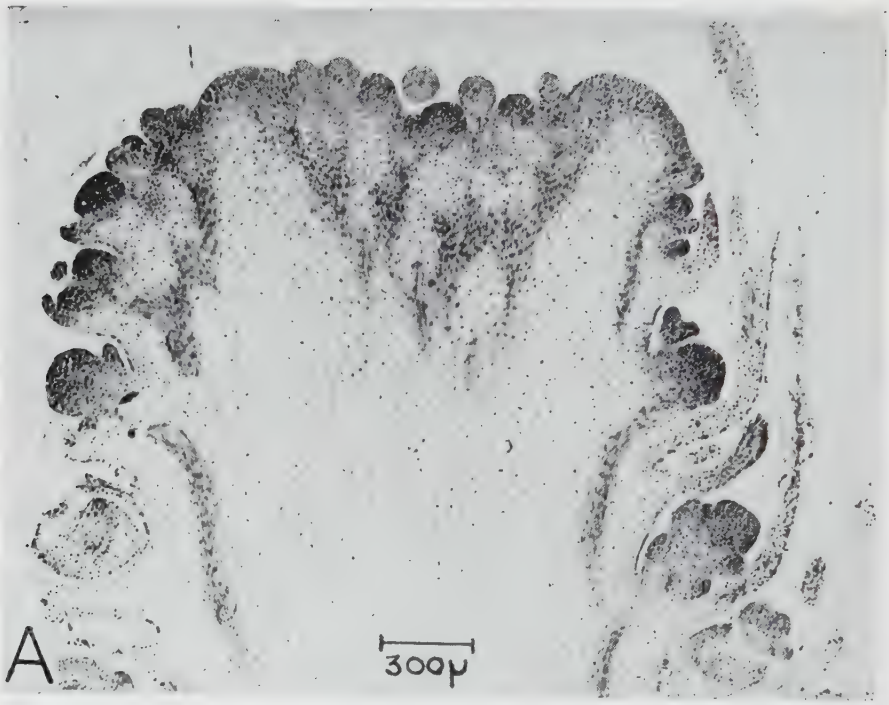

a.i
z.d
3
z.c

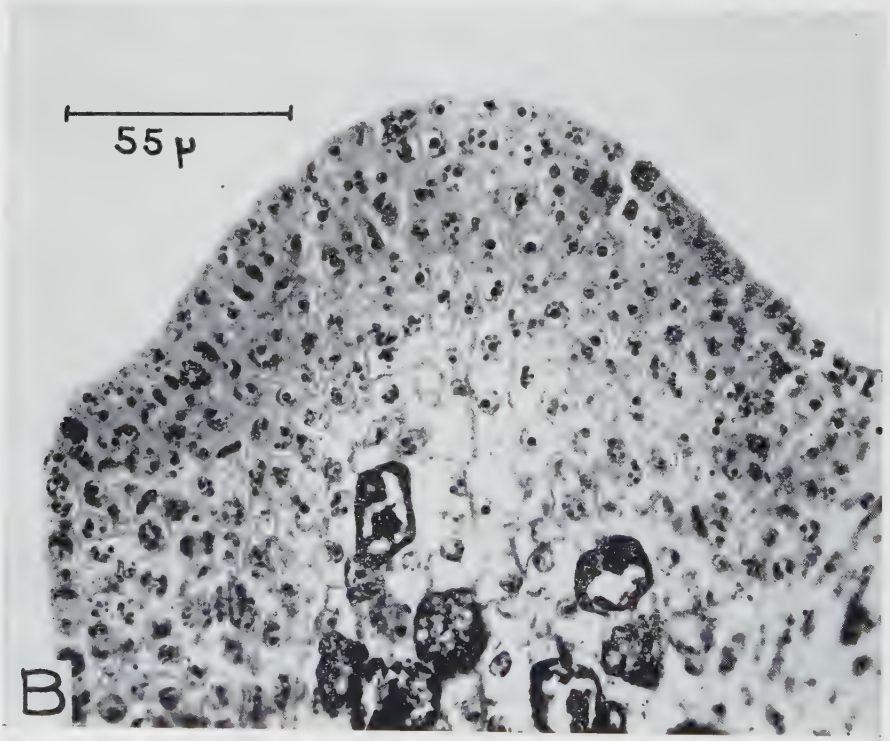

50μ
A

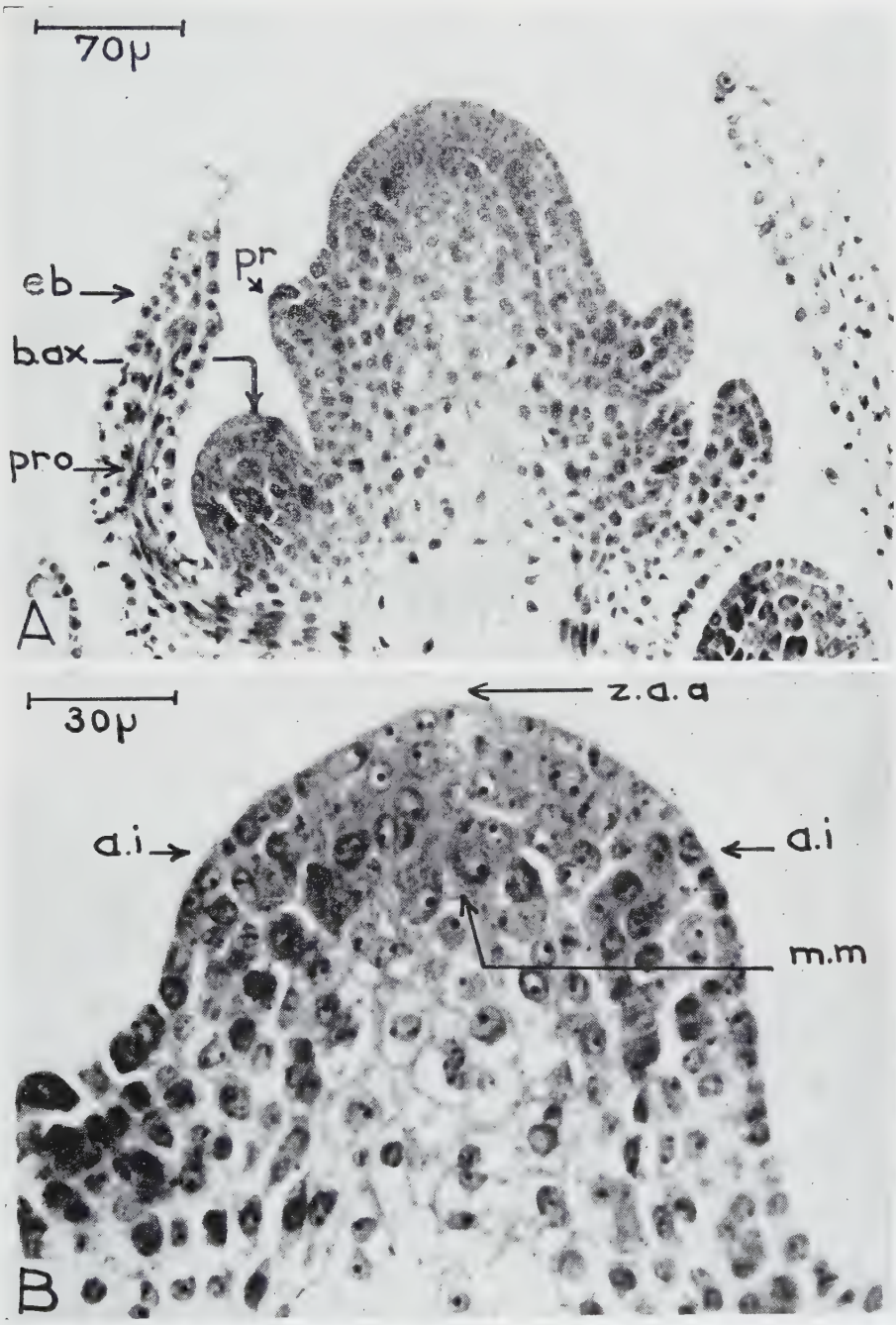

B

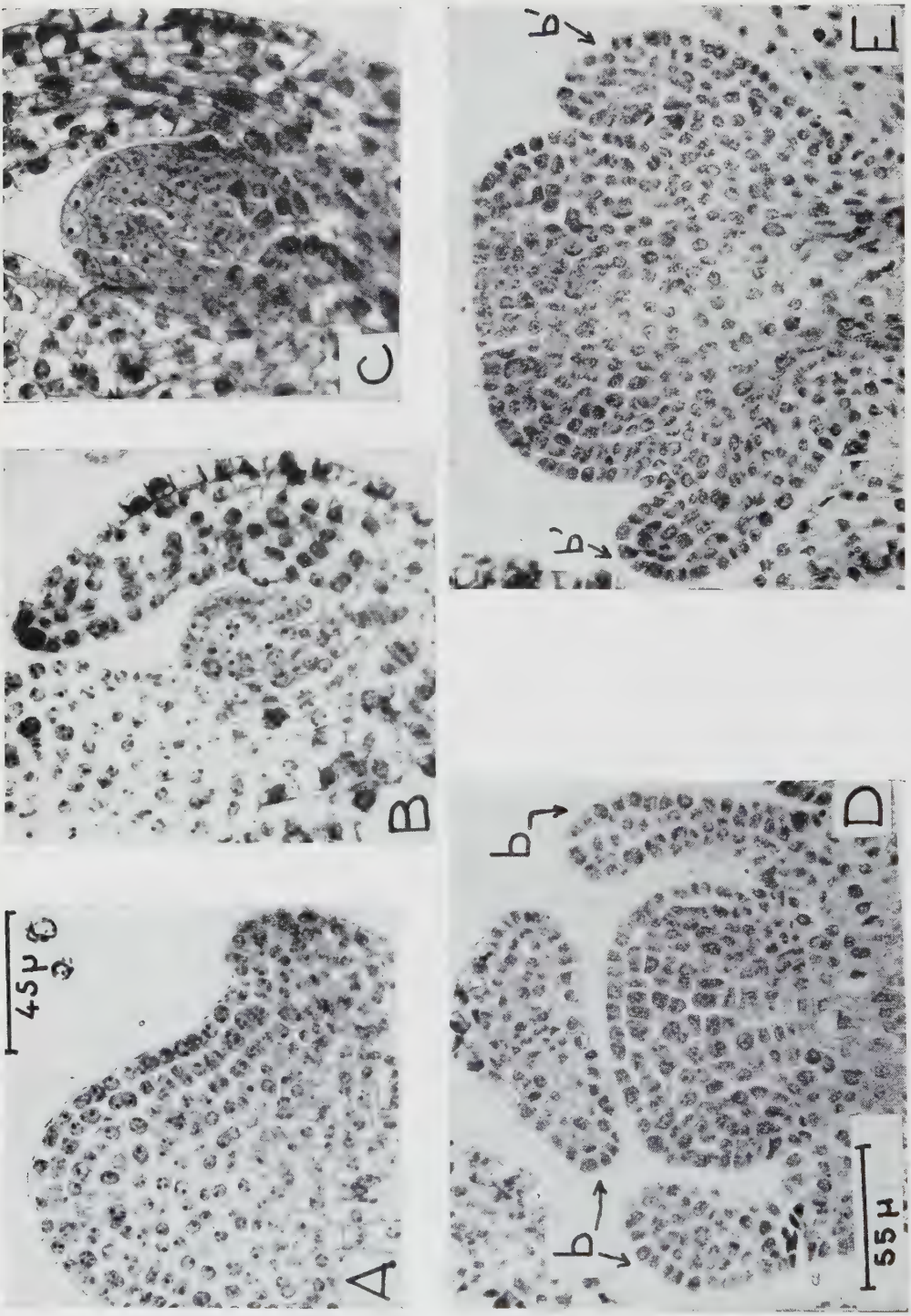

40μ
C

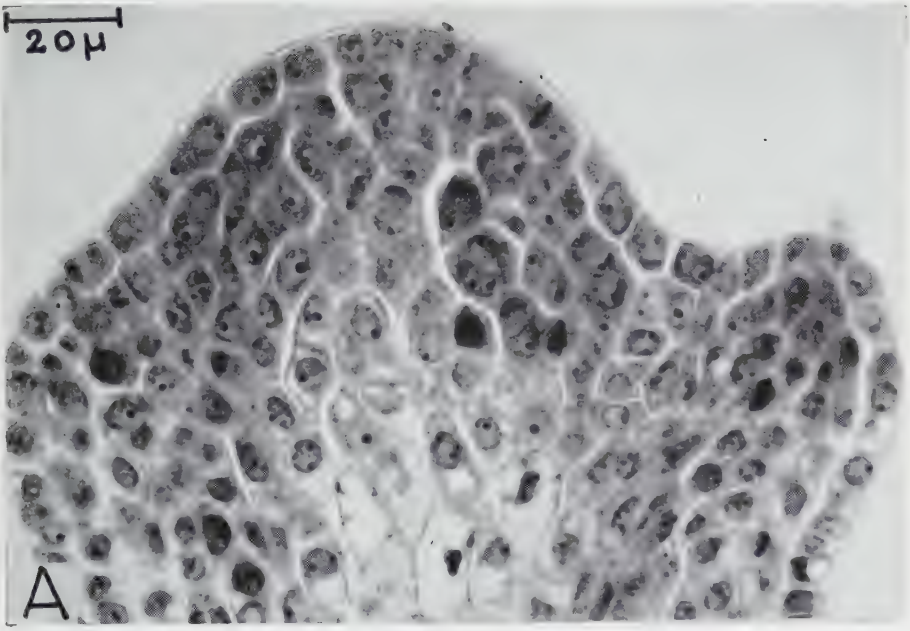

D

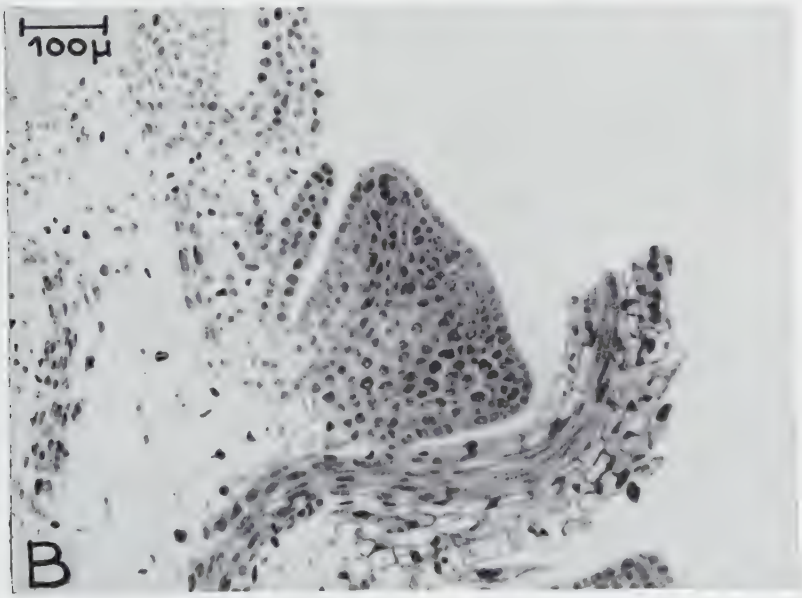

A
300μ


55 μ
B

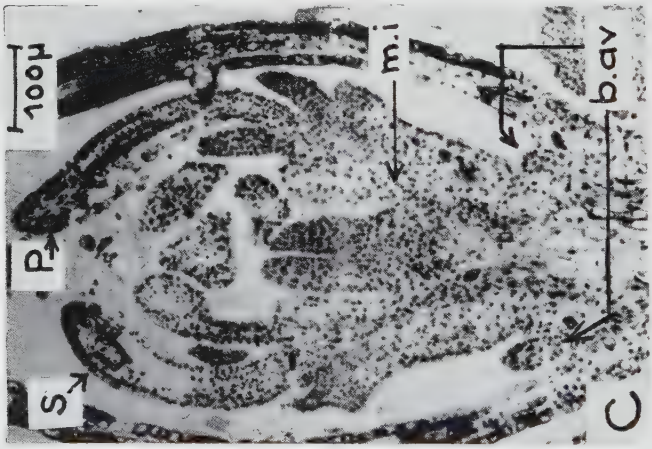

70μ
eb
pr
b.ax
pro
A
30μ
z.a.a
a.i
a.i
m.m
B


A
B
C
D
E
45 μ
55 μ
b
b
b'
b'

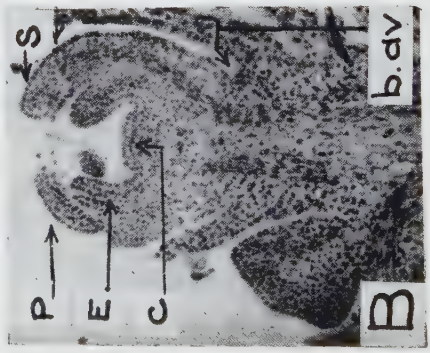

20μ
A

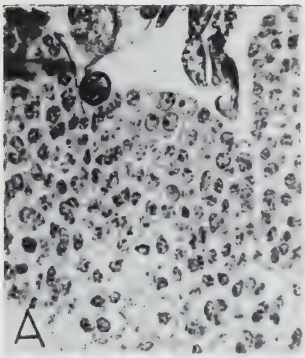

100μ
B

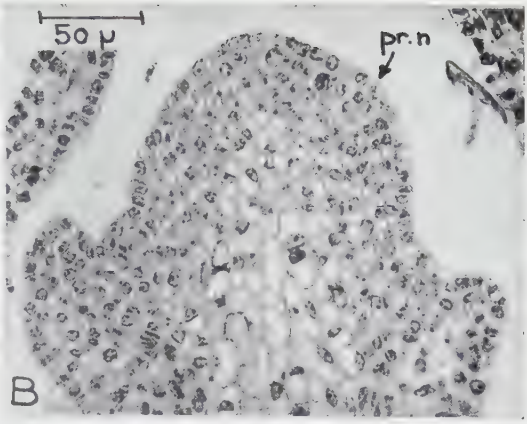
c
ep.t
m.i
pro
ep
f.c
20μ
D

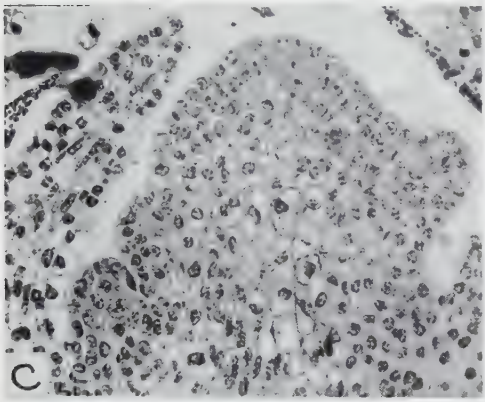

S
P
100μ
m.i
b.av
C

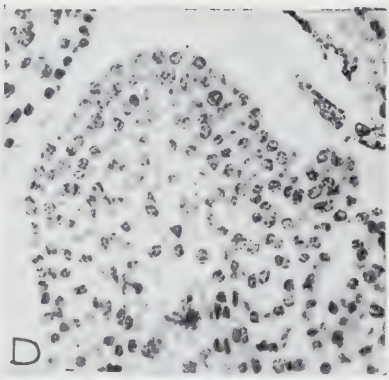
P
S
A

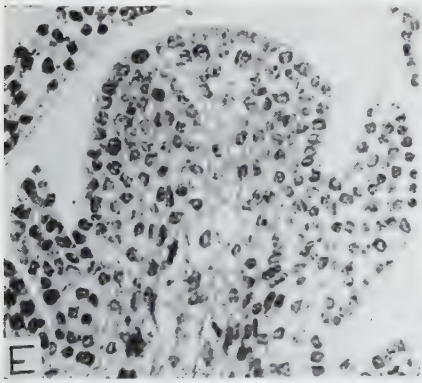

P
E
C
S
b.av
B

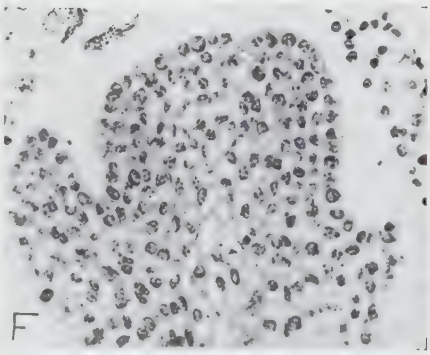

A

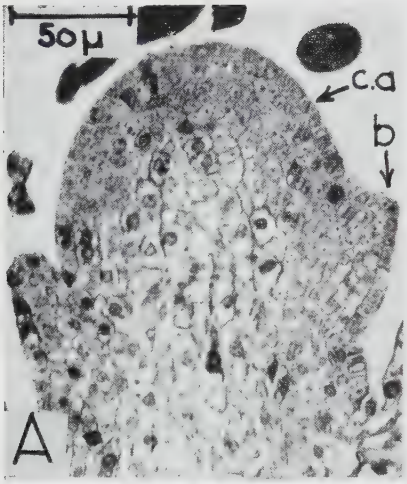

50 μ
pr.n
B


C

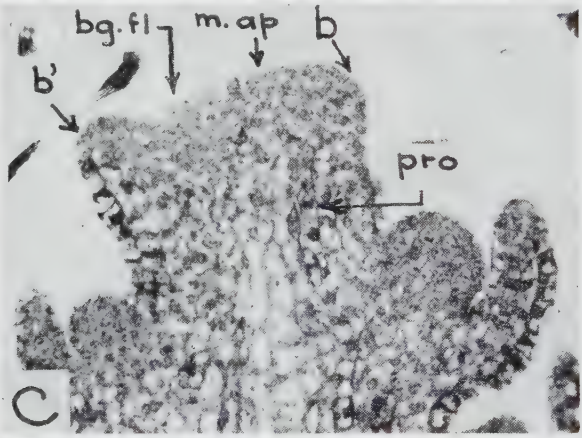

D

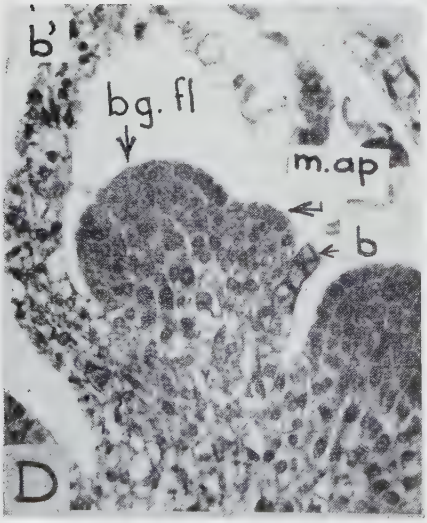

E

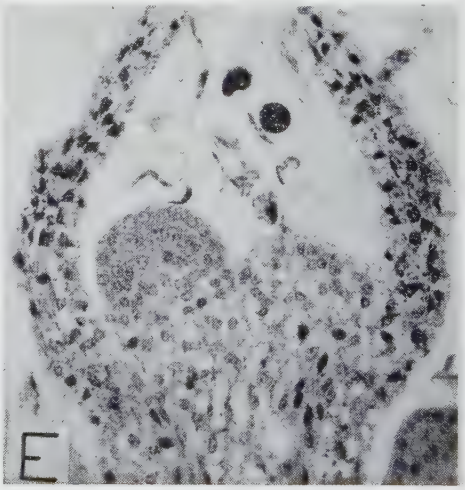

F

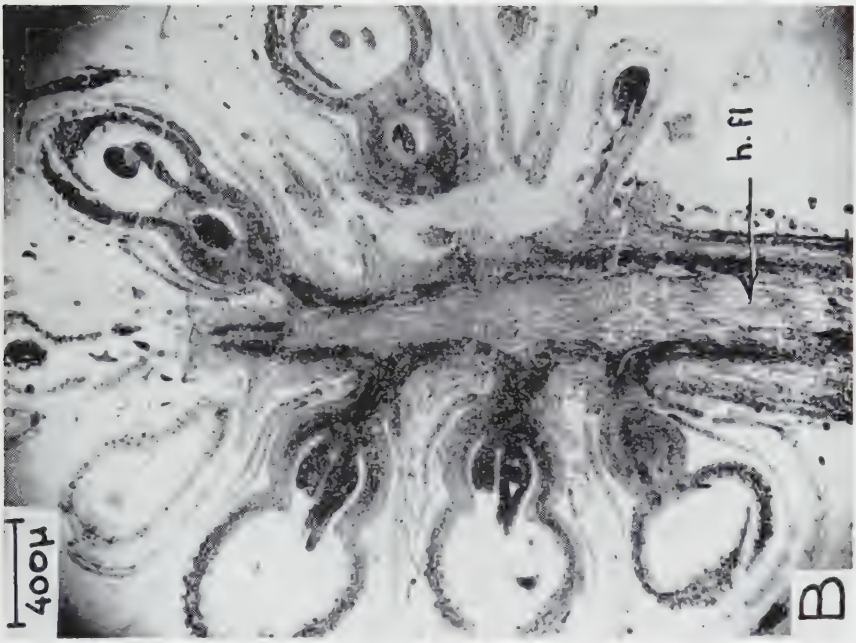

50µ
c.a
b
A

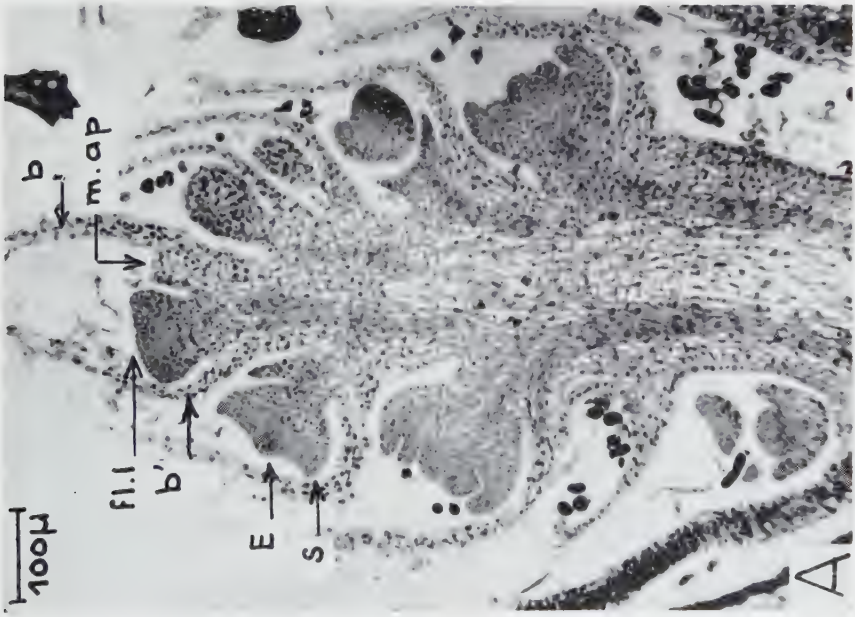
bg.fl
b
B

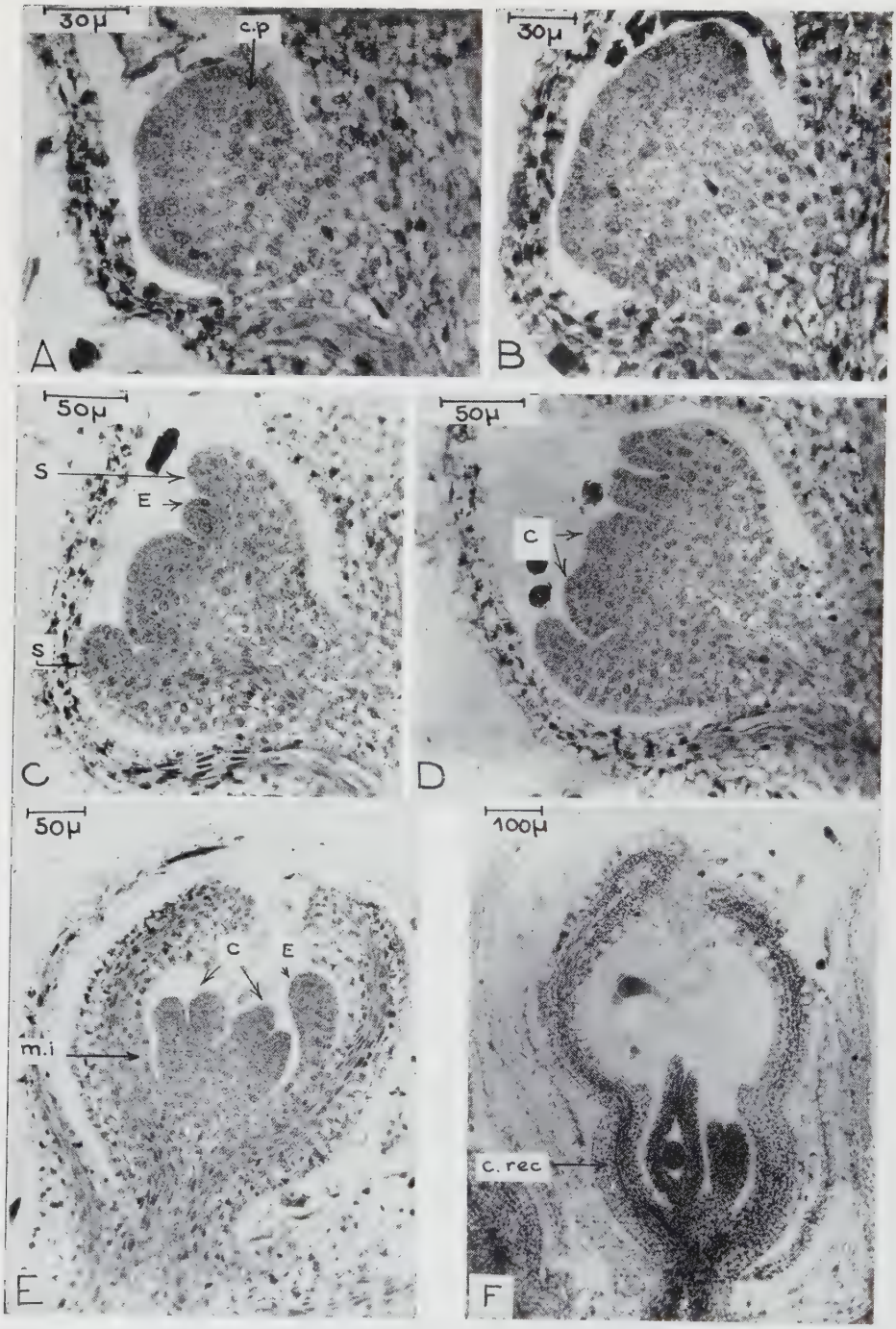

bg.fl
m.ap
b
b'
pro
C

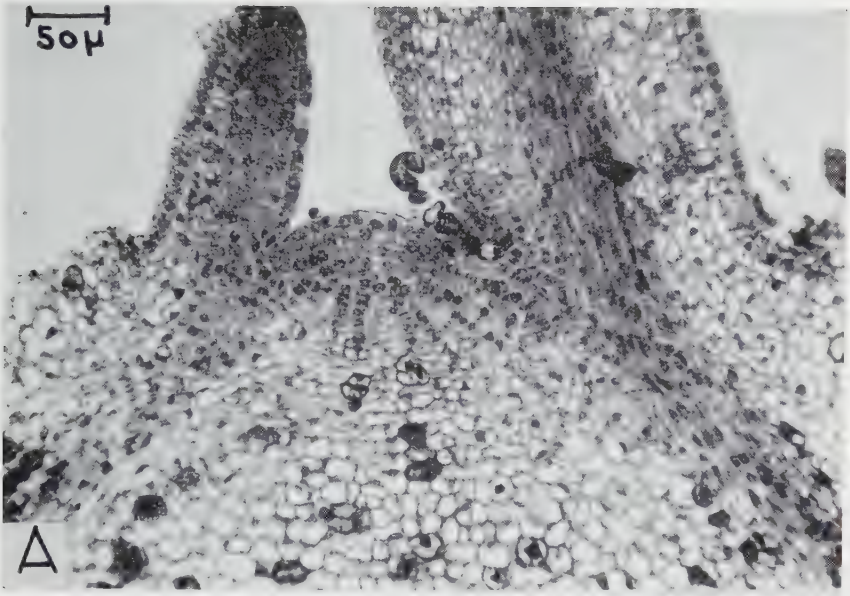

b'
bg.fl
m.ap
b
D

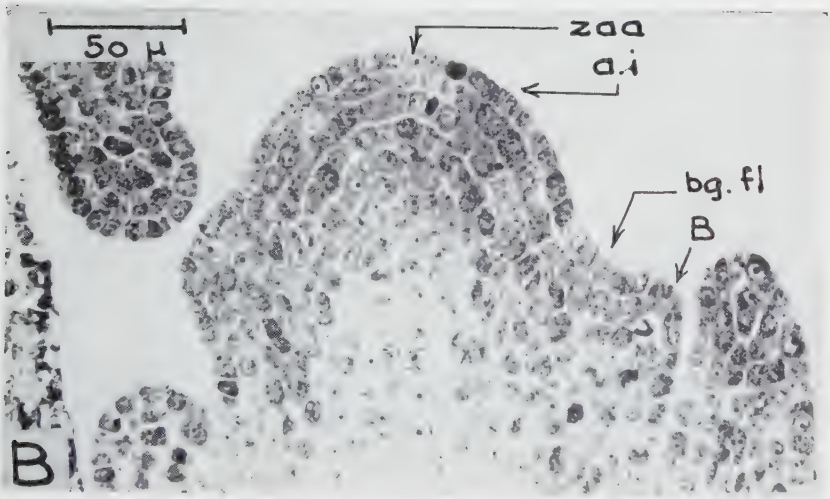

E

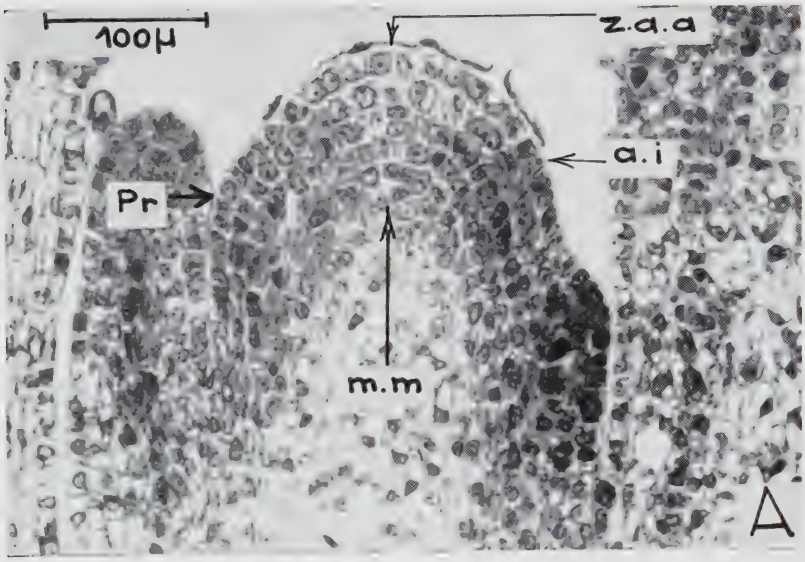

400µ
h.fl
B

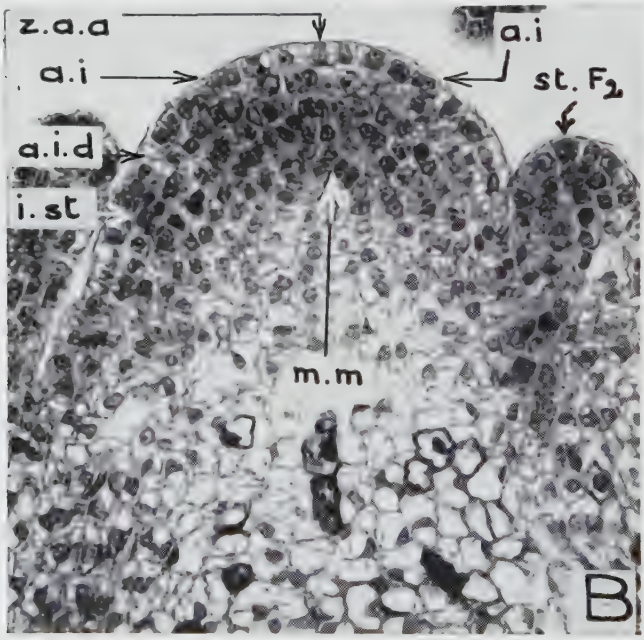

100µ
fl.l
b
m.ap
b'
E
S
A


30μ
c.p
A
30μ
B
50μ
S
E
S
C
50μ
C
D
50μ
C
E
m.i
E
100μ
c. rec
F

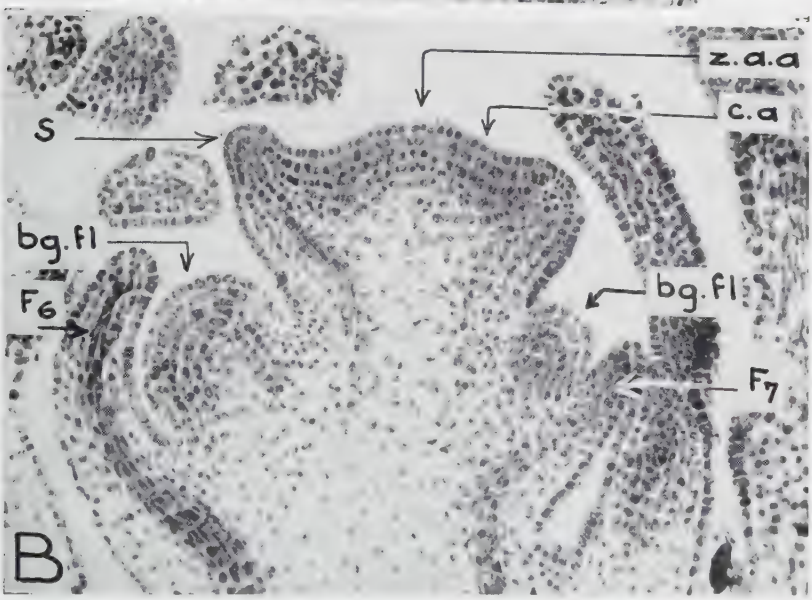

50 µ
A


50 µ
zaa
a.i
bg. fl
B
B


100μ
z.a.a
a.i
Pr
m.m
A


z.a.a
a.i
a.i
st. F2
a.i.d
i.st
m.m
B

100 µ
S
b. F7
bg. fl
F6
A


z.a.a
c.a
S
bg. fl
F6
bg. fl
F7
B

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

" LA GREFFE VÉGÉTALE "

Vu et approuvé :

Paris, le 15 Mai 1963.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE